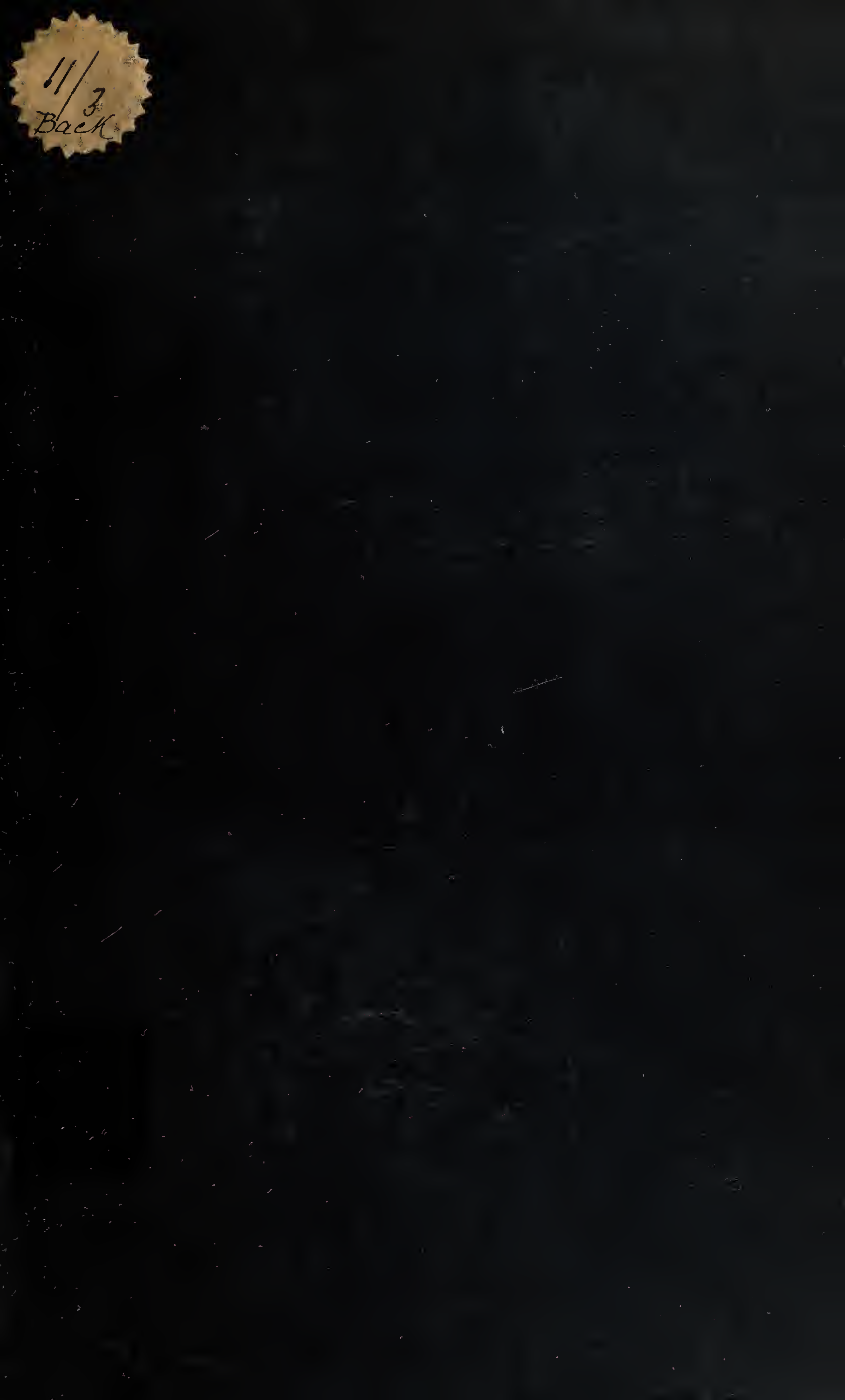

11/3
Back


22102101211





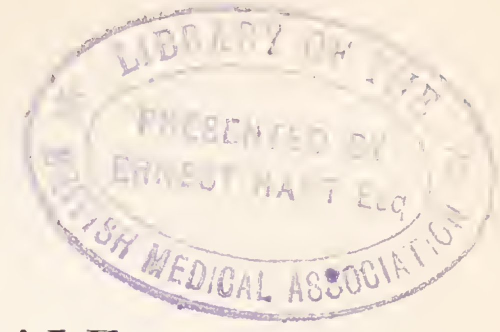
LEÇONS

D'ANATOMIE GÉNÉRALE

SUR LE

SYSTÈME MUSCULAIRE

PUBLICATIONS DU *PROGRÈS MÉDICAL*



LEÇONS

D'ANATOMIE GÉNÉRALE

SUR LE

SYSTÈME MUSCULAIRE

PAR

L. RANVIER

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE AU COLLÈGE DE FRANCE

RECUEILLIES

PAR M. J. RENAUT



PARIS

Aux bureaux du PROGRÈS MÉDICAL | V.A. DELAHAYE et Cie, Libraires-Éditeurs

6, rue des Écoles. | 23, Place de l'Ecole-de-Médecine.

1880

LEÇONS D'ANATOMIE GÉNÉRALE

SYSTÈME MUSCULAIRE

PREMIÈRE LEÇON.

Sommaire. — Création d'une chaire d'*anatomie générale* au Collége de France. — Bichat est le fondateur de l'anatomie générale. — Premières applications du microscope aux recherches anatomiques. — Découverte de la circulation capillaire du sang par Malpighi. — Découverte des globules du sang et des anastomoses des fibres du cœur par Leeuwenhoek. — Théorie globulaire de Raspail et de Dutrochet. — Théorie cellulaire et classification des tissus d'après Schwann. — Théorie du développement continu. — Théorie du protoplasma de M. Schultze. — De la méthode expérimentale en histologie.

Messieurs,

L'année dernière, à pareille époque, dans une de ses leçons du Collége de France, mon illustre maître, M. Claude Bernard, traitait à un point de vue élevé des rapports de l'anatomie, de la physiologie et de la pathologie. A ce propos, il nous disait :

« Le problème de la physiologie et de la pathologie générales a pour objet les parties les plus intimes et les plus essentielles des organes, les éléments des tissus. » Puis, il ajoutait :

« Il ne suffit pas de connaître anatomiquement les éléments organiques, il faut étudier leurs propriétés et leurs

fonctions à l'aide de l'expérimentation la plus délicate ; il faut faire, en un mot, l'histologie expérimentale. Tel est le but suprême de nos recherches, telle est la base de la médecine future. »

Il y a bien des années que M. Claude Bernard développe ces principes, et les personnes qui, comme moi, suivent son enseignement depuis vingt ans, n'ont pas été surprises de voir notre maître proposer à M. le Ministre de l'Instruction publique la création d'une chaire d'anatomie générale au Collége de France.

M. Claude Bernard, par sa haute intelligence, sa grande modération et ses magnifiques découvertes, jouit aujourd'hui d'une influence telle que ses propositions, toujours dictées par l'intérêt de la science, sont toujours acceptées.

Après avoir créé une chaire d'anatomie générale au Collége de France, M. le Ministre a bien voulu me la confier.

Permettez-moi d'exprimer ici publiquement ma plus vive reconnaissance à M. le professeur Wallon, ministre de l'Instruction publique, et à M. le professeur Claude Bernard.

Je dois m'occuper maintenant du sujet que je me propose de traiter aujourd'hui devant vous : *l'origine de l'anatomie générale et son développement jusqu'à notre époque.*

L'anatomie générale a été exposée pour la première fois dans son ensemble dans un ouvrage à jamais célèbre, le *Traité d'anatomie générale* de Bichat.

D'après Bichat, le corps de l'homme, car c'est l'organisme humain qu'il avait surtout en vue, serait constitué par un nombre déterminé d'éléments organiques ou tissus, comparables aux corps simples de la nature inorganique. Parmi ces tissus, les uns seraient communs à tous les organes, les autres appartiendraient seulement à quelques-uns d'entre eux. Ils posséderaient des propriétés spéciales, propriétés vitales. La vie serait la mise en jeu de ces proprié-

tés ; dès lors, elle ne serait pas un principe, mais bien un résultat. Vous trouverez là, soit dit en passant, les bases de l'organicisme moderne.

Bichat soutenait encore que l'on doit étudier les tissus vivants comme les physiciens et les chimistes étudient les corps bruts. C'est pour obéir à ce principe qu'il les soumettait à la macération dans l'eau froide, les plongeait dans l'eau bouillante , les chauffait progressivement ou les livrait à la combustion ; il les traitait par les alcalis, les acides, etc.

Etant donnée l'insuffisance des moyens d'investigation dont il disposait, Bichat a dû certainement prendre pour des éléments de l'organisme des parties fort complexes. Aussi, passons sur ses analyses des tissus qui, du reste, sont sans importance.

Pour comprendre toute l'étendue de ce vaste génie, il convient de le suivre sur un autre terrain, celui des systèmes organiques. C'est sur la conception des systèmes organiques, en effet, que repose l'anatomie générale. Voici, en quelques mots comment, d'après Bichat, il faut concevoir les organes, les tissus et les systèmes. Un organe est habituellement formé de plusieurs tissus. Un os, par exemple, contient du tissu osseux, du tissu cartilagineux qui recouvre ses extrémités articulaires, du tissu fibreux qui l'enveloppe et qui pénètre dans son intérieur, du tissu médullaire dans sa cavité centrale et dans ses extrémités spongieuses, enfin des vaisseaux sanguins et des nerfs. Chacun de ces tissus peut être comparé au même tissu observé dans d'autres régions du corps, et c'est de cette comparaison que résulte l'idée des systèmes organiques.

A cet effet, considérons l'enveloppe fibreuse de l'os, nous reconnaîtrons qu'une enveloppe semblable existe autour de tous les autres os, qu'elle existe aussi autour d'un certain nombre d'organes pour leur constituer des membranes d'enveloppe ou aponévroses. Si, au lieu de

considérer le périoste d'un os en particulier, nous le comparons au périoste des autres os, aux aponévroses musculaires et aux autres membranes fibreuses, et si nous les comprenons dans une description générale, nous serons arrivés à la conception du système fibreux, c'est-à-dire d'un des systèmes organiques de Bichat.

L'anatomie générale, telle que Bichat l'a conçue, renferme donc l'histologie ou étude des tissus, et l'étude des systèmes à laquelle on pourrait donner le nom d'histologie comparée limitée à un seul organisme.

Dans l'exposé qu'il nous a laissé des systèmes organiques, Bichat s'est élevé à une hauteur de vues que nous ne saurions trop admirer. Sa description des systèmes cellulaire, séreux et lymphatique et de leurs rapports, est tellement précise que les histologistes modernes ne sont arrivés que peu à peu à en reconnaître l'exactitude, et cependant ils étaient servis dans leurs recherches par de puissants microscopes.

En France, à la fin du siècle dernier et au commencement de celui-ci, les microscopes étaient très-défectueux ; c'étaient, passez-moi l'expression, des microscopes à puces. Voici un ouvrage (1), publié après le milieu du dix-huitième siècle. Il contient des dessins de microscopes d'une élégance remarquable, mais leurs systèmes optiques devaient être bien mauvais, si l'on en juge d'après les figures des objets observés : une d'elles, entre autres, représente un animalcule microscopique bien singulier. Son corps est fait exactement comme la tête d'un homme avec moustache et barbiche.

Bichat a eu mille fois raison de ne pas vouloir se servir d'instruments aussi imparfaits. En lisant attentivement le

---

(1) Joblot. — *Observations d'histoire naturelle faites avec le microscope.* Paris, 1754. Planche VIII, fig. 12.

chapitre de son ouvrage qui est consacré à la circulation capillaire, je suis arrivé à la conviction qu'il ne l'avait jamais observée ; il en parle seulement d'après les observations de Malpighi et de Spallanzani.

Ces deux noms me rappellent que je dois vous parler des précurseurs de Bichat. Dans le domaine de la science, il est rare qu'une grande conception, qu'une découverte surgisse tout d'un coup, sans être précédée de recherches plus ou moins nombreuses, quelquefois très-anciennes, sur lesquelles elle s'appuie. Lorsque la découverte est éclatante, elle éclipse tous les travaux antérieurs sur le même sujet, et au bout d'un petit nombre d'années, les contemporains ayant fait place à une nouvelle génération, ceux qui ne remontent pas aux sources de l'histoire peuvent croire à une grande spontanéité. Cette spontanéité, je le répète, est fort rare et, à coup sûr, elle n'existe pas en ce qui regarde l'œuvre de Bichat.

En effet, bien avant lui, les anatomistes et les chirurgiens savaient que le même tissu, celui des os, par exemple, se rencontre dans les différentes régions du corps avec le même aspect et les mêmes propriétés, et ils appliquaient ces principes à la description des maladies et à leur traitement. Mais Bichat eut encore un précurseur immédiat : ce fut notre grand nosologiste français, Pinel. Pinel, en effet, avait reconnu que les membranes séreuses, l'arachnoïde, la plèvre, le péritoine, etc., possèdent une structure semblable et montrent dans les phlegmasies des lésions identiques. Ce sont là des conceptions d'anatomie générale, comparables à celles des systèmes de Bichat.

J'arrive maintenant à un autre sujet d'une grande importance, l'application du microscope à l'anatomie. On croit généralement que les expressions, anatomie générale, histologie, anatomie microscopique, peuvent être employées indifféremment pour désigner la même science. C'est là

une erreur. Les premiers anatomistes qui observaient à l'aide du microscope ont découvert, à coup sûr, des faits de premier ordre, mais ces faits ne les avaient conduits à aucune théorie sur la constitution et les rapports des tissus de l'organisme, et cependant, c'est en cela, comme nous l'avons vu, que consiste essentiellement l'anatomie générale.

Parmi les découvertes anciennes faites à l'aide des instruments grossissants, la plus importante, celle des réseaux et de la circulation capillaire, remonte au dix-septième siècle et appartient à Malpighi.

La théorie de Harvey, sur la circulation du sang, avait soulevé de nombreux contradicteurs. Le jeu des valvules du cœur et des veines, le synchronisme de la pulsation cardiaque et de la pulsation artérielle, le gonflement des veines au-dessus d'un point comprimé leur laissaient encore des doutes dans l'esprit, parce qu'ils ne comprenaient pas comment le sang, poussé dans les artères par le cœur, pouvait y revenir par les veines. Il fallait supposer une communication périphérique entre ces deux ordres de vaisseaux, et cette communication, Harvey n'avait pas pu l'établir. Mais ils furent à bout d'arguments, lorsqu'en 1661, Malpighi fit, du même coup, la découverte du réseau et de la circulation capillaire.

La méthode qu'il a suivie pour y arriver mérite de nous arrêter un instant, parce qu'elle est intéressante, en ce sens que le grand anatomiste italien, qui n'avait à sa disposition que des instruments d'optique très-insuffisants, n'a pu faire une observation directe. Il s'est vu dans l'obligation de tourner la difficulté, et de faire deux observations successives, qu'il a ensuite combinées pour atteindre d'une manière complète l'objet de ses recherches. Ayant ouvert, par une incision, la cavité abdominale d'une grenouille, Malpighi vit le poumon, gonflé par l'air, s'échapper à travers les lèvres de la plaie. L'examinant alors attentivement à

l'œil nu et à la loupe, il put connaître, dans les artères, un courant sanguin, allant du tronc vers les petites branches, tandis que, dans les veines, le cours du sang était en sens inverse. Il croyait d'abord que, au sortir des artères, pour gagner les veines, le liquide sanguin traversait un espace irrégulier, une sorte de lac creusé dans le parenchyme organique. Mais, ayant posé une ligature à la base du poumon gorgé de sang et ayant abandonné cet organe à la dessiccation, il put en retrancher des lames minces assez transparentes et assez faciles à manier pour les maintenir au moyen d'une pince porte-insectes au foyer de son microscope. Les examinant alors par transparence, il put suivre exactement la distribution des vaisseaux, et reconnaître qu'entre les artères et les veines, il existe un réseau complet et admirable de canaux capillaires. De ces deux observations, il a conclu, comme nous l'avons déjà fait pressentir, que le sang traverse, dans l'intérieur des organes, des vaisseaux extrêmement fins, disposés en réseaux.

Quelques années plus tard, Leeuwenhoeck, à l'aide de microscopes qu'il construisait lui-même avec une rare habileté, étudiait directement la circulation capillaire sur la membrane interdigitale de la grenouille et sur l'expansion membraneuse de la queue des têtards. Aujourd'hui, grâce à la perfection de nos instruments grossissants, il est possible à chacun d'assister lui-même à ce spectacle, qui, dans le poumon de la grenouille, se montre dans toute sa beauté.

L'année dernière, M. Holmgren nous a fait connaître un petit appareil fort ingénieux à l'aide duquel tous les temps de l'expérience sont fort bien réglés. A la fin de la leçon, vous pourrez voir vous-mêmes cette expérience, qui a été préparée par M. Weber, et jouir du spectacle de la circulation capillaire, qui fait encore aujourd'hui l'admiration des anatomistes, et même excite leur verve poétique. Elle a fait dire à l'un de nos maîtres : *Combien la nature est admirable dans ses infiniment petits*. La nature est tou-

jours admirable, ses infiniment petits, ses infiniment grands, nous en jugeons par rapport à nous-mêmes, et, pour tout esprit dégagé par la science, un astre qui roule dans les espaces célestes, une cellule qui évolue au sein d'un organisme, sont des équivalents dans l'univers.

Revenons maintenant aux observations de Leeuwenhoeck. Celles qu'il a faites sur la structure de différents organes sont véritablement considérables. Qu'il me suffise de vous rappeler aujourd'hui qu'il a découvert les globules rouges du sang et les anastomoses des fibres du cœur.

Je passe sur des observations semblables, mais moins importantes qui les ont suivies, parce qu'elles n'étaient nullement reliées les unes aux autres. Même après l'apparition du livre de Bichat, les anatomistes qui ont fait des études microscopiques sur les tissus n'ont abouti à aucune doctrine, à aucune loi histologique.

Il faut arriver jusqu'à Schwann (*Recherches microscopiques sur les analogies de structure et de développement entre les animaux et les plantes*, 1839) pour rencontrer une théorie d'ensemble sur la constitution des animaux.

Schwann doit être considéré comme le Bichat de l'anatomie générale microscopique. Comme Bichat, Schwann a eu des précurseurs. En France, Raspail et Dutroche étaient arrivés, à des points de vue différents, à soutenir la constitution cellulaire, ou plutôt utriculaire, des animaux. Raspail, se plaçant au point de vue chimique, chercha une comparaison entre la matière inorganique et la matière organique, et d'après lui, tandis que la matière inorganique cristallise en masses anguleuses, la matière organique cristallise en vésicules. Cette dernière, composée d'abord d'hydrogène et de carbone, est amorphe et constitue un liquide oléagineux. Elle absorbe facilement de l'oxygène et lorsqu'elle est suspendue dans l'eau, elle prend la forme globuleuse. Si alors elle se combine à des

bases inorganiques, chaque globule s'entoure d'une membrane et devient ainsi une vésicule. Tous les tissus vivants sont constitués par des vésicules semblables. « Donnez-moi, dit l'auteur, une vésicule capable d'absorber et je vous ferai un organisme. »

Les animaux et les végétaux auraient la même constitution élémentaire : un globule d'amidon serait l'analogue d'une vésicule adipeuse.

A côté d'observations insuffisantes ou défectueuses, nous trouvons dans l'œuvre de Raspail deux idées, qui depuis ont été reproduites bien des fois : la formation des éléments organiques par un mécanisme analogue à celui de la cristallisation, et l'analogie de structure des végétaux et des animaux.

Dutrochet, de son côté, était arrivé à une conception analogue, mais son point de départ était différent. Ayant découvert l'endosmose, il a cru y trouver la raison des phénomènes de la vie. Les organismes vivants, végétaux et animaux, sont, d'après cet auteur, composés d'utricules semblables. Ayant examiné d'abord certaines glandes des mollusques, il les vit formées de cellules grandes, claires et d'égale dimension ; mais lorsque, poursuivant plus loin l'analyse, Dutrochet vient nous dire qu'ayant fait des préparations du cerveau, du foie, du rein, de la rate, il trouva dans tous ces organes des cellules identiques dans leur forme et dans leur structure, il enlève, pour ainsi dire, toute valeur à sa première observation.

Les théories cellulaires ou plutôt vésiculaires de Raspail et de Dutrochet n'ont fait aucun partisan parce qu'elles n'étaient pas fondées, et entre ces théories cellulaires et la théorie cellulaire histologique actuelle, il y a la même différence qu'entre la théorie atomique d'Epicure et les nouvelles théories chimiques. Cependant, nous le répétons, il y avait chez ces auteurs une idée dominante qui aujourd'hui est établie par des faits positifs, l'analogie

de structure élémentaire des végétaux et des animaux. A cette analogie des éléments s'est même ajoutée l'analogie des fonctions, ainsi qu'il résulte de la brillante découverte de la glycogénie animale. Mais la comparaison de la cellule animale avec la cellule végétale ne pouvait être faite d'une manière utile, si l'on n'avait pas déterminé d'abord les caractères morphologiques de la cellule ; plusieurs de ceux qui ont écrit autrefois sur la composition élémentaire des tissus ont considéré comme des cellules des objets sans grande importance histologique, tels que des granulations graisseuses ou mieux encore des gouttes de myéline. Ces dernières, avec leurs formes variées, avec leur double contour externe, ont dû tromper les observateurs non prévenus, et ce sont elles sans doute que Dutrochet a prises pour des cellules, lorsqu'il examinait un fragment de cerveau écrasé entre deux lames de verre.

La détermination morphologique de la cellule a d'abord été faite dans le règne végétal. R. Brown y constata l'existence d'un noyau. Chez les animaux, un noyau semblable fut observé dans les cellules pigmentaires de la grenouille par Valentin, dans les globules du sang du même animal par Schultz, dans les cellules épithéliales par Henle.

Vous le voyez, Messieurs, le terrain était bien préparé lorsque Schwann a conçu et développé sa théorie cellulaire. Pour Schwann, la cellule animale est en tout point comparable à la cellule végétale ; elle est formée d'un noyau, d'un plasma, reste du blastème primitif et d'une membrane. Toute cellule se développerait spontanément dans une substance amorphe et liquide, blastème ou cytoblastème, comme un cristal se développe dans une solution saline. Dès lors, la formation des cellules serait une cristallisation organique. La formation de la cellule se ferait par l'apposition d'un certain nombre de couches concentriques du centre à la périphérie de l'élément. Le noyau apparaîtrait d'abord. Autour de lui se condenserait une

portion du blastème primitif et plus tard seulement, autour de cette dernière, se développerait une membrane, tout cela par le dépôt successif de molécules organiques, comme dans une vraie cristallisation.

Nous arrivons maintenant au système histologique de Schwann, fondé sur la théorie cellulaire. Les tissus se diviseraient en cinq groupes fondamentaux :

1° Les tissus constitués par des cellules libres roulant les unes sur les autres dans le blastème primitif : le sang et la lymphe ;

2° Les tissus formés par des cellules soudées les unes avec les autres : les épithéliums ;

3° Les tissus dans lesquels les membranes des cellules sont fondues les unes avec les autres ou avec une substance inter-cellulaire, reste du blastème primitif : les cartilages et les os ;

4° Les tissus composés par des cellules transformées en fibres : faisceaux de tissu conjonctif, fibres élastiques ;

5° Enfin, les tissus dans lesquels les cellules se sont soudées, tandis que leurs cloisons intermédiaires ont disparu, pour former des tubes : vaisseaux capillaires, muscles, tubes nerveux.

Comme vous pouvez en juger d'après ce court exposé, la théorie de Schwann était complète ; elle satisfaisait bien l'esprit, et, au moment où elle a paru, elle a produit une immense sensation. C'était une base solide, et rien que par les recherches qu'elle devait solliciter, elle promettait une riche moisson.

Déjà, elle avait été pour Schwann l'occasion de deux découvertes importantes, la membrane des tubes nerveux et le sarcolemme. Mais elle ne pouvait être admise dans sa totalité et dans sa généralité que par des esprits enthousiastes.

Schwann lui-même, à la fin de la préface qu'il a consacrée à son ouvrage, a parfaitement exposé la portée et la signification de sa doctrine. Il le fait avec une grande simplicité et une entière bonne foi.

J'ai l'honneur de connaître personnellement M. le professeur Schwann, de Liége, et toutes les fois que je fais la lecture de cette préface, il me semble que j'ai devant les yeux sa physionomie pleine d'affabilité et de cordialité et que j'entends le son de sa voix.

A partir de la publication du livre de Schwann, l'histologie animale a pris un grand essor. On a entrepris des recherches sérieuses, on a discuté avec passion pour savoir si les cellules prennent naissance ou non dans un blastème, si la cellule animale correspond réellement à la cellule végétale.

Relativement à la première question, on devait nécessairement s'occuper de la signification morphologique de l'ovule et de la formation des éléments du germe. La segmentation de l'ovule, découverte par Prévost et Dumas, était connue de Schwann. Il l'expliquait par la production endogène de cellules développées librement aux dépens du blastème primitif représenté par le vitellus. Mais les recherches de Remak, sur le développement continu des éléments cellulaires, reprises, étendues et transportées dans le domaine de la pathologie par Virchow, eurent un grand retentissement. Virchow nia absolument le développement libre dans un blastème (génération équivoque) ; il considéra la cellule comme un organisme microscopique capable de se reproduire et affirma que « toute cellule provient d'une cellule », et que toutes les cellules ont pour origine commune l'ovule qui est une simple cellule. Aujourd'hui, la question n'est pas encore tranchée, et bien qu'il soit démontré par l'observation directe qu'une cellule peut se diviser pour en produire deux qui sont semblables à elle-même, le premier développement des cellules du germe

dans l'intérieur du vitellus est encore entouré d'une obscurité profonde, et sur ce sujet la théorie de Schwann est encore soutenable.

Reste la seconde question : la cellule animale correspond-elle à la cellule végétale? A ce propos je rappellerai qu'il y a bien des années, Dujardin a fait une observation très-importante. Il y a des animaux inférieurs unicellulaires (amibes et rhizopodes), chez lesquels toutes les fonctions essentielles d'un organisme vivant se trouvent associées. Ils absorbent et s'assimilent des matériaux nutritifs, ils respirent, ils se meuvent. Ces mouvements sont le résultat de l'activité de leur propre substance. Celle-ci pousse des prolongements périphériques, qui se fixent et entraînent après eux le corps de l'animalcule, ou bien reviennent sur eux-mêmes et se confondent à nouveau avec la masse commune.

Wharton Jones, en observant au microscope le sang de la raie, vit les globules blancs se comporter exactement comme des amibes.

En France, Davaine contrôla et étendit les résultats de Wharton Jones, sur les globules blancs du sang.

En Allemagne, Max Schultze, qui le premier se servit de la platine chauffante, pour étudier les éléments des animaux à sang chaud, à leur température normale, fit des observations analogues sur les globules blancs du sang des mammifères. Puis, comparant les mouvements des cellules lymphatiques avec ceux des amibes, des rhizopodes et du plasma de certaines cellules végétales, il arriva à une conception de la cellule animale un peu différente de celle de Schwann.

La plupart des cellules animales ne possèdent pas de membranes enveloppantes et dès lors elles ne peuvent pas être comparées aux cellules végétales tout entières ; elles sont essentiellement constituées par un noyau et une masse de protoplasma qui l'enveloppe. La cellule animale corres-

pond donc au contenu de la cellule végétale : noyau et plasma.

Le protoplasma de la cellule animale peut rester embryonnaire, actif, capable de mouvements *amiboïdes,* ou bien il peut subir dans ses couches périphériques des modifications successives qui changent la forme de la cellule et l'écartent, par conséquent, de son type primitif.

Relativement à la formation des tissus, entre la conception de Schultze, qui jouit aujourd'hui d'une grande faveur en Allemagne, et la théorie de Schwann, il n'y a pas une très grande différence, en ce sens que Schultze, comme Schwann, fait dériver tous les tissus de la cellule. Dans l'une comme dans l'autre des deux théories, les éléments cellulaires du sang, les faisceaux primitifs des muscles, les cellules nerveuses, et les faisceaux de tissu conjonctif sont morphologiquement compris de la même façon.

Il n'en est pas de même du second groupe de Schwann, dans lequel les éléments cellulaires seraient séparés les uns des autres par un reste du blastème primitif. D'après la théorie de Schultze, la substance fondamentale résulterait tout entière d'une transformation successive des couches les plus superficielles du protoplasma de chaque cellule.

La théorie cellulaire, bien qu'elle ait été attaquée de toutes parts, bien que, je me plais à le reconnaître, certains faits lui échappent, est encore debout, et elle régnera tant qu'on n'aura pas une autre théorie à mettre à sa place.

Quant à nous, nous jugeons la théorie cellulaire comme Schwann l'a jugée lui-même. Elle est utile encore puisqu'elle sollicite toujours de nouvelles recherches.

Depuis quelques années, l'histologie est entrée dans une voie nouvelle. L'analyse des tissus a fait de notables progrès. Aujourd'hui, nous nous procurons facilement d'excellents microscopes ; nous possédons des réactifs chimiques dont l'action sur les éléments des tissus est nettement déterminée.

A côté de l'histologie, la physiologie expérimentale a subi un grand développement, l'analyse par la méthode graphique, si savamment représentée au Collége de France par M. Marey, permet souvent de saisir les fonctions des derniers éléments de l'organisme.

En un mot, l'histologie, comme nous l'a si bien dit M. Claude Bernard dans la phrase que je rappelais au commencement de cette leçon, est entrée dans une voie véritablement expérimentale, voie si brillamment inaugurée par Bichat.

Engagée dans cette voie, abritée au Collége de France, soutenue par la tradition des Laennec, des Magendie, la science des tissus ou anatomie générale doit y prospérer. Personnellement, je ferai de grands efforts pour atteindre ce but. Je ne suis pas tout à fait nouveau venu dans la science, et je me présente à vous entouré d'hommes qui vous sont déjà connus, qui sont mes amis, mes élèves et mes collaborateurs. Nous avons pour devise : *Travail et bonne foi.*

DEUXIÈME LEÇON.

Sommaire. — Tissus communs à tous les organes. — Tissus spéciaux à quelques-uns. — Objet du cours. — Rapports du tissu conjonctif avec les séreuses et les vaisseaux. — Tissu conjonctif diffus. — Tissu conjonctif modelé. — Etude des séreuses. — Eléments du tissu conjonctif diffus. — Leurs analogies avec ceux des séreuses. — Idée générale du système lymphatique. — Il constitue le système primitif d'irrigation. — Le système sanguin est un système de perfectionnement. — Rôle du système lymphatique dans les échanges organiques.

Messieurs,

Dans la leçon précédente, et à propos de la définition même de l'anatomie générale, je vous ai montré qu'un organe, simple en apparence comme un os de mammifère, est en réalité formé de tissus très différents groupés dans un certain ordre. Il est facile de remarquer en outre que parmi ces tissus un seul, le tissu osseux, est spécial à l'os. Le tissu conjonctif dont il est entouré, le tissu adipeux qui remplit son canal médullaire, les tissus vasculaires dont il est pénétré, bien qu'affectant dans l'os une disposition typique, ne lui appartiennent nullement en propre ; vous les retrouverez dans un grand nombre d'organes avec une autre distribution, mais restés identiques à eux-mêmes en tant que tissus, c'est-à-dire formés des mêmes éléments anatomiques coordonnés entre eux de la même façon.

Il ressort de ces faits que les tissus de l'organisme se divisent de prime abord en deux grandes classes : la première comprenant les tissus communs à tous les organes, par exemple les diverses formes du tissu conjonctif et les

vaisseaux ; la seconde comprenant les tissus spéciaux à quelques-uns d'entre eux. Je me propose, messieurs, d'étudier avec vous deux des principaux tissus de la seconde classe, leurs systèmes et leurs organes. Je veux parler du *tissu musculaire* et du *tissu nerveux*.

Nous passerons donc successivement en revue les diverses sortes de muscles d'une part et, de l'autre, nous étudierons les cordons nerveux, les ganglions périphériques, les masses nerveuses centrales. Mais dans chacun des organes musculaires ou nerveux, outre les éléments anatomiques qui leur sont spéciaux, nous trouverons les tissus généraux, c'est-à-dire ceux de la première classe, communs à tous les organes et répandus partout. Ils prendront à la structure du muscle, du cordon nerveux, de la masse centrale, une part déterminée qu'il importe de connaître exactement.

Cette connaissance indispensable ne saurait être acquise par l'observation des dispositions de détail qu'affectent les tissus généraux au sein des organes qu'ils pénètrent, mais bien par une étude d'ensemble de ces tissus généraux eux-mêmes, et des principaux rapports qu'ils affectent entre eux. C'est pourquoi je consacrerai cette leçon à l'étude du tissu conjonctif et de ses rapports avec les cavités séreuses et les vaisseaux lymphatiques et sanguins, ses principaux dérivés.

Il est facile de reconnaître dans le tissu conjonctif, considéré en général, deux formes principales absolument distinctes aussi bien au point de vue topographique qu'au point de vue fonctionnel. Le tissu conjonctif de la première variété, que j'appellerai lâche ou *diffus*, se présente en masses interposées entre les organes, mais il ne tend jamais à prendre lui-même la forme d'un organe. Celui de la seconde variété, tout au contraire, se modèle en forme d'organes divers tels que les membranes séreuses, les aponévroses, les tendons, les ligaments, formés de tissu conjonctif qui

a revêtu une forme typique et que l'on pourrait appeler pour cette raison *tissu conjonctif modelé.*

Le tissu conjonctif modelé ne nous occupera pas dans ses détails, car il constitue une variété intermédiaire aux tissus généraux proprement dits et aux organes. Je veux seulement attirer votre attention sur le tissu conjonctif diffus, ou cellulaire de Bichat, qui délimite, unit les organes, pénètre dans leur intérieur et concourt à leur structure. Bichat l'avait considéré comme constitué par des loges ou vacuoles communiquant toutes entre elles, comme on peut s'en convaincre par l'insufflation, et lui avait pour cette raison donné le nom de tissu cellulaire, définition d'ailleurs toute macroscopique et qui n'a rien à voir avec la notion histologique de la cellule, telle que nous la possédons aujourd'hui.

Le tissu conjonctif diffus est, en effet, formé non de cellules, mais de filaments et de lames entrecroisés de diverses façons. Sa distribution topographique mérite de nous occuper un instant. Répandu sous la peau en une nappe prolongée sur toute la surface du corps, il forme une enveloppe continue qui recouvre et protége les organes subjacents. De la partie profonde de cette enveloppe partent des expansions qui s'insinuent entre les plans musculaires et les cloisonnent, qui gagnent les os, les entourent en formant le périoste, et fournissent à ce niveau de nouveaux prolongements qui pénètrent l'os lui-même et gagnent la cavité médullaire, de telle sorte que les expansions du tissu cellulaire sous-cutané se poursuivent jusque dans le squelette de l'animal.

D'un autre côté, le tissu conjonctif diffus est accumulé dans les cavités splanchniques où il forme une masse profonde et continue, au-dessous des séreuses, et qui présente des renflements au niveau du hile des organes. C'est ainsi que prenant cette masse au niveau de l'insertion du mésentère et la suivant, on la voit se prolonger, sans cesser

d'être continue, jusqu'au hile du rein où elle se renfle et jusqu'à ceux du foie, du pancréas et de la rate où elle se comporte de la même façon. Le tissu cellulaire rétropéritonéal sort aussi de l'abdomen, le long de l'œsophage et des gros vaisseaux et comble les espaces laissés libres par la séreuse pleurale. Il est surtout abondant au niveau du médiastin postérieur en dehors duquel il se prolonge, en formant une sorte d'atmosphère aux vaisseaux de l'aisselle et du cou; il suit enfin de la même manière, dans la direction des membres pelviens, les vaisseaux iliaques externes, formant de la sorte une masse continue dans toute la hauteur du tronc, et intermédiaire à la colonne vertébrale et aux séreuses.

Si l'on prenait la peine d'enlever tout ce tissu cellulaire avec ses prolongements, on créerait ainsi une vaste cavité ramifiée, intermédiaire aux séreuses du tronc et à la colonne vertébrale. Nous allons voir dans quelques instants quelle importance va prendre cette notion anatomique.

Si, laissant de côté l'examen direct, qui dans un certain ordre d'idées pourrait nous renseigner sur la constitution du tissu conjonctif diffus, nous procédons par comparaison, et si nous cherchons quel en est l'analogue dans l'organisme simplifié des batraciens, nous reconnaîtrons de prime abord que chez ces animaux le tissu conjonctif diffus sous-cutané d'une part, les masses rétro-séreuses de l'autre, n'existent pas ou plutôt sont remplacées par des cavités lymphatiques. Si, en effet, l'on incise la peau du dos d'une grenouille, on ne découvre pas un tissu formé de filaments, analogue au tissu cellulaire sous-cutané, mais l'on tombe dans une cavité séreuse, à peine cloisonnée par places, comme il sera dit plus loin. Des cavités analogues existent sous la peau du ventre, des cuisses, etc., de telle sorte que la nappe cellulaire sous-cutanée n'existe plus, mais est remplacée par des cavités lymphatiques intermédiaires au tégument et aux tissus subjacents. Ces cavités, en un mot,

représentent exactement le tissu cellulaire sous-cutané décrit par Bichat ; et si l'on recherche les masses profondes rétro-péritonéales, on ne trouve plus aussi qu'une vaste cavité, *la citerne lymphatique*, munie de prolongements ramifiés analogues à ceux que comble le tissu cellulaire rétro-péritonéal des mammifères et des oiseaux.

Il devient maintenant évident que des cavités séreuses peuvent se substituer à des masses de tissu conjonctif diffus, et constituer conséquemment des équivalents dans un même système. Cette considération nous conduit tout naturellement à l'étude des cavités séreuses, dont l'importance et la signification morphologique, méconnues par Bordeu, ne l'avaient pas été par Bichat.

Bordeu assignait aux séreuses une origine tout accidentelle. Il les croyait produites sous l'influence des frottements, par la condensation, sous forme de membranes, des tissus en collision. La surface de frottement devenait de cette façon lisse et polie, formant une cavité virtuelle qui était la séreuse.

Bichat soutint peu après une opinion diamétralement opposée, fondée sur des faits nombreux et principalement sur des données embryologiques dont son vaste génie n'avait pu méconnaître l'importance. Ayant ouvert des embryons de différents âges, il les trouva toujours munis de leurs principales séreuses et conclut naturellement que ces cavités étaient de véritables *organes*, ayant comme tous les autres leur signification et leur existence propres dans la morphologie générale. Les études embryologiques modernes devaient justifier pleinement cette vue de Bichat.

Si, vers la 50e heure de l'incubation, l'on pratique sur un embryon de poulet des coupes transversales, perpendiculaires à son axe nerveux, on reconnaît que le feuillet moyen s'est dédoublé pour former une cavité. Cette cavité, l'une des premières qui apparaissent dans le corps de l'animal, est *la cavité pleuro-péritonéale*, c'est-à-dire la séreuse

principale du tronc qui sera cloisonnée plus tard et formera le péritoine et les plèvres. Bichat avait donc absolument raison quand il admettait que les cavités séreuses font partie intégrante du plan préétabli de l'organisme, et quand il les considérait comme de véritables organes.

Pour étudier la structure des membranes séreuses chez les animaux adultes, il convient de les imprégner d'argent à l'aide d'une solution à 1/300 ou 1/500 suivant les cas. On voit alors apparaître à leur surface un pavé cellulaire ré-

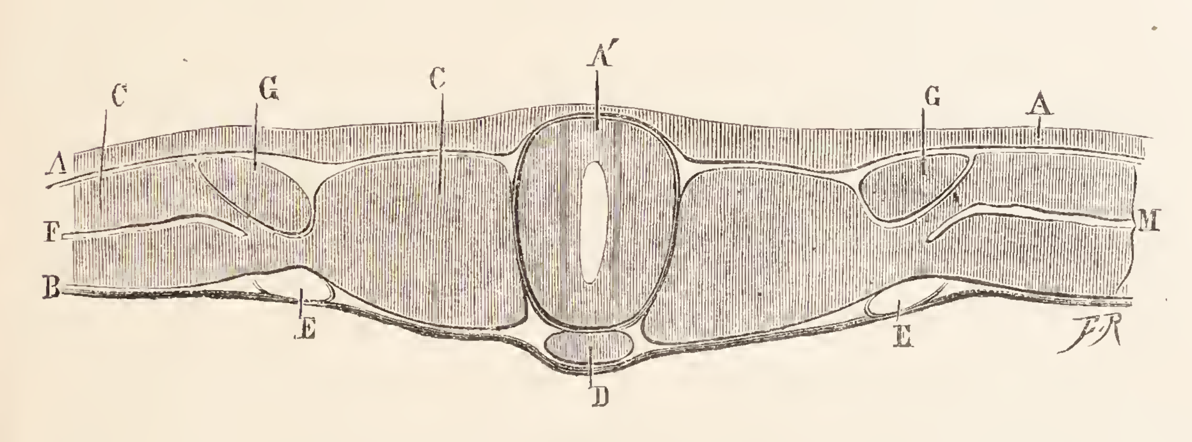


Fig. 1. — Coupe transversale de l'embryon de poulet vers la 50e heure de l'incubation. — A, feuillet externe. — A', coupe de la moelle épinière. — B, feuillet interne. — C C, vertèbres primitives. — D, corde dorsale. — E E, aortes primitives. — F, cavité pleuro-péritonéale. — G G, corps de Wolff. — M, feuillet moyen.

gulier, formé par des cellules d'une minceur extrême, souples et molles, se pliant comme des étoffes lorqu'on les a détachées de la paroi sur laquelle elles reposent. Cette dernière est formée par une membrane de tissu conjonctif, soit continue et constituée par des filaments entrecroisés fondus dans une lame homogène sur la structure intime de laquelle je n'insisterai pas pour le moment, soit fenêtrée et disposée en réseau. Le grand épiploon, le mésopéricarde appartiennent à ce dernier groupe et en sont les types.

Si l'on examine, après l'avoir imprégné d'argent et tendu convenablement, l'épiploon de l'homme, du chien ou du

cochon d'Inde, on reconnaît qu'il est constitué par un réseau semblable à celui d'un filet, dont les mailles ont une étendue variable, et dont les travées sont plus ou moins épaisses. Les plus larges travées sont recouvertes de cellules endothéliales soudées les unes aux autres, qui leur forment une couche de revêtement. Les travées plus minces possèdent un revêtement analogue, mais formé par deux cellules. Autour des travées filiformes enfin, une seule cellule endothéliale s'enroule et se soude à elle-même par ses bords opposés. Toutes les cellules endothéliales sont d'ailleurs unies les unes aux autres par leurs bords et forment une surface de revêtement absolument continue.

Les faisceaux conjonctifs qui forment les mailles par leur écartement, se rapprochent et s'accolent sur certains points, ordinairement trois par trois, interceptant entre eux un espace triangulaire à côtés curvilignes, comme le feraient trois cercles extérieurs l'un à l'autre et tangents entre eux. Cet espace est une véritable séreuse en miniature, car les cellules plates ne recouvrent pas seulement la superficie de faisceaux. Il en existe d'autres qui reposent sur leurs côtés curvilignes et qui forment à la petite cavité intermédiaire une couche de revêtement analogue à celle de la superficie.

Sur des préparations d'épiploon convenablement tendues et montées dans l'air, c'est-à-dire de façon à ce que les faisceaux conjonctifs qui limitent les mailles apparaissent très-réfringents et nettement distincts, on constate de plus que ces derniers ne sont jamais disposés en cercle autour d'une maille comme l'avait cru Rollett, mais qu'ils se prolongent sur une grande longueur, s'écartant et se rapprochant tour à tour pour produire la disposition fenêtrée de la membrane. Cette disposition n'est point d'ailleurs primitive dans l'épiploon, qui se montre d'abord sous la forme d'une membrane séreuse exactement comparable à

un feuillet du mésentère, et qui ne prend l'aspect réticulé qu'au bout d'un certain temps après la naissance, en se criblant de trous par un procédé tout-à-fait particulier sur lequel je ne puis insister pour le moment.

Si nous revenons maintenant, Messieurs, au tissu conjonctif lâche sous-cutané des mammifères, nous reconnaîtrons sans peine combien les faits qui précèdent contribuent à rendre son étude moins laborieuse.

Si l'on fait dans le tissu cellulaire sous-cutané du chien, à l'aide de la seringue de Pravaz, une injection interstitielle d'albumine colorée par l'acétate de rosaniline, on voit se former une boule rouge dont la dimension croît à mesure que l'on continue l'injection, mais dont la forme sphéroïdale ne varie pas sensiblement. Quel que soit d'ailleurs le tissu conjonctif lâche au niveau duquel on ait fait la piqûre, le résultat est le même, nulle part un réseau n'apparaît, et partout il se forme une boule colorée.

On pourrait se demander si l'injection ne remplit pas des espaces préformés dont elle développe les parois en les arrondissant en boule; mais on reconnaît qu'il ne saurait en être ainsi lorsqu'à l'aide de ciseaux courbes on enlève le segment supérieur de la boule; son contenu paraît alors comme une gelée tremblottante, et ne s'écoule nullement comme le ferait un liquide après l'ouverture d'une cavité.

Pour qu'une injection parfaitement fluide donne lieu à l'apparition d'une pareille gelée, il est nécessaire que le liquide injecté se trouve emprisonné dans des filaments entrecroisés, qui, tassés à la périphérie, forment une sorte de membrane feutrée qui sert de paroi à la boule, et qui est tout artificielle. Nous avons vu, en effet, que la masse sphéroïdale produite par l'injection augmente indéfiniment à mesure que l'on prolonge cette dernière. Si, en effet, on retranche avec des ciseaux courbes sur le plat une petite portion du liquide gélatiniforme, et qu'on l'exa-

mine après l'avoir portée sur une lame de verre et recouverte d'une lamelle, on voit que les éléments du tissu conjonctif ont été dissociés par le liquide injecté, et qu'ils consistent en des faisceaux ondulés comme des mèches de cheveux ou rectilignes, suivant qu'ils sont ou non exactement tendus, en fibres élastiques, et en éléments cellulaires qui sont de deux ordres.

Les uns sont constitués par des cellules plates d'une minceur extrême, formées d'un protoplasma transparent, souple, se ployant comme une étoffe des façons les plus diverses, et d'un noyau vésiculeux nucléolé faisant saillie au milieu de l'élément qui, vu de profil, prend pour cette raison un aspect fusiforme. Ces cellules, en un mot, sont identiques aux cellules endothéliales du grand épiploon et de toutes les séreuses.

A côté de ces cellules, on en trouve d'autres de forme ronde, et munies d'un protoplasma grenu au sein duquel on ne reconnaît pas de prime abord le noyau. Ces éléments sont absolument identiques aux globules blancs du sang et aux cellules de la lymphe, qu'on trouve dans les vaisseaux blancs et les sacs séreux. Les deux ordres de cellules nagent dans un liquide plus ou moins abondant, coagulable spontanément à l'air, comme le plasma de la lymphe et du liquide contenu dans les cavités lymphatiques. Ainsi le tissu cellulaire lâche est, de même que les membranes séreuses, formé de faisceaux conjonctifs entrecroisés, revêtus de cellules endothéliales, et le liquide que contiennent ses mailles est analogue à la lymphe.

Les espaces du tissu conjonctif, on le voit, ne seraient donc autre chose que des cavités séreuses cloisonnées par des filaments nombreux. Ce cloisonnement existe, du reste, rudimentaire il est vrai, dans les sacs séreux sous-cutanés des grenouilles qui tiennent chez ces animaux la place du tissu conjonctif sous-cutané des vertébrés supérieurs. Ces cavités sont, en effet, traversées par des filaments nerveux

et vasculaires assez peu nombreux qui se rendent au tégument et qui sont, comme les trabécules épiploïques, et comme les faisceaux du tissu conjonctif des mammifères, tapissés par un revêtement endothélial.

Vous n'avez pas oublié, Messieurs, que notre but primitif était de faire, dans cette leçon, l'étude comparative du tissu conjonctif considéré dans ses rapports avec les cavités séreuses et les vaisseaux. Nous possédons actuellement, je pense, tous les éléments nécessaires à cette comparaison.

Nous avons vu que les batraciens anoures ne possèdent pas seulement des poches séreuses sous-cutanées, mais une vaste citerne lymphatique rétro-péritonéale qui tient, chez eux, la place de la masse absente du tissu conjonctif diffus rétro-péritonéal des mammifères. Or, cette citerne communique, ainsi que l'ont montré Schweigger-Seidel et mon savant ami, M. Dogiel, avec la cavité péritonéale elle-même, par des pores ou stomates bordés de cellules endothéliales, et dont la disposition est bien connue. Il résulte de ce fait que les séreuses ordinaires communiquent avec celles qui, chez les batraciens, tiennent la place du tissu conjonctif diffus et en sont l'équivalent.

D'un autre côté la citerne rétro-péritonéale communique avec les séreuses sous-cutanées, celles de la cuisse, par exemple, et si l'on pousse une injection dans ces dernières, après avoir lié le membre en masse sur la canule pour éviter le retour de l'injection, on injecte le réseau lymphatique de la patte entière, et notamment les capillaires lymphatiques régulièrement canaliculés de la membrane natatoire. Il existe donc chez la grenouille une complète continuité entre la cavité péritonéale, la citerne lymphatique, les séreuses sous-cutanées et les capillaires lymphatiques, et tout le système pourrait être considéré comme un prolongement du péritoine, c'est-à-dire, de la cavité séreuse primitive de l'embryon, de la cavité *pleuro-péritonéale.*

Nous admettrons donc que la cavité pleuro-péritonéale tout en restant creuse, afin de constituer les séreuses splanchniques, bourgeonne et se ramifie dans les divers tissus pour former le système lymphatique auquel appartient le tissu conjonctif diffus, analogue aux séreuses par sa structure et baigné comme elles par la lymphe. De cette façon le liquide lymphatique pénètre partout avec les filaments du tissu conjonctif et constitue la véritable atmosphère liquide des éléments anatomiques spéciaux aux organes. Aussi voyons-nous dans la série le système lymphatique apparaître en premier lieu, et le système sanguin ne se montrer que plus tard, chez les seuls vertébrés, comme un système de perfectionnement.

Beaucoup d'entre vous, Messieurs, pourront penser que j'émets ici une proposition paradoxale, en affirmant qu'il est des animaux munis d'un système lymphatique, et dépourvus de système sanguin. Ce dernier système, en effet, a été considéré jusqu'à nos jours comme le système d'irrigation primitive, et l'appareil lymphatique a été décrit comme surajouté, et comme n'étant que la conséquence d'un simple perfectionnement organique. Je crois cependant qu'il faut renverser la proposition, quel que soit le mérite des physiologistes éminents qui l'ont affirmée. Je pense que nous devons considérer comme primitif le système vasculaire lymphatique. Il apparaît, en effet, aux premières heures de la vie embryonnaire, il s'étend ensuite progressivement sous forme de bourgeons ramifiés, qui deviennent de plus en plus étroits et pénètrent dans les organes périphériques, avec le tissu conjonctif.

Nous considérerons donc désormais comme de la lymphe le sang incolore, rose ou violet des articulés. Nous admettrons que le système sanguin est un véritable système de perfectionnement particulier aux vertébrés. Le système à sang blanc des invertébrés devient, de cette façon, une forme particulière du système séreux, charriant la lymphe

qui constitue le liquide nourricier par excellence et le *véritable milieu intérieur des organes.*

Ce système d'imbibition générale apparaît de très-bonne heure dans la série animale ; on le retrouve chez les bryozoaires et chez un certain nombre de vers, sous forme d'une vaste cavité remplie de lymphe, dans laquelle flottent le canal digestif et ses ramifications diverses. Les aliments ingérés ne sont de la sorte séparés du liquide cavitaire que par une simple membrane qui sert également à l'endosmose assimilatrice et aux phénomènes exosmotiques excrémentitiels. Vous le voyez, le système lymphatique est ramené chez de pareils êtres à sa plus grande simplicité; il se réduit à la cavité séreuse primitive de l'embryon, non encore cloisonnée et dépourvue de prolongements en forme de canaux. On voit ces derniers apparaître plus tard, et ils montrent, par leurs relations directes avec les séreuses, qu'ils ne sont autre chose que des bourgeonnements de ces dernières, constituant ainsi les annexes périphériques du système cavitaire séreux primitif.

Ainsi le système lymphatique a la nutrition générale sous sa dépendance immédiate. Le système sanguin, spécial aux vertébrés, n'est qu'un appareil de perfectionnement surajouté et destiné à certains usages spéciaux. Aussi ne préside-t-il jamais directement et par lui-même à la nutrition des éléments anatomiques. Absolument clos, le système vasculaire sanguin ne communique sur aucun point avec les lymphatiques par des prolongements canaliculés, mais le tissu conjonctif suit partout les vaisseaux sanguins ; partout conséquemment ces derniers sont baignés par la lymphe qui reste intermédiaire au sang ou à ses exsudats, d'une part, et de l'autre, aux éléments des organes et des tissus, elle est donc véritablement le lieu où s'opèrent les échanges organiques.

Quant au sang dont les globules sont formés d'hémoglobine unie à des substances albuminoïdes facilement des-

tructibles, il apporte l'oxygène uni à la matière colorante jusque dans l'intimité des tissus. Vous n'ignorez pas, Messieurs, que la combinaison de l'hémoglobine et du sang est éminemment instable; aussi cette substance cède-t-elle facilement aux éléments de la lymphe l'excitant physiologique que cette dernière transmet à son tour aux éléments des tissus. Il est probable que dans cette opération un certain nombre de globules se détruisent et mettent en liberté des matériaux albuminoïdes que le plasma sanguin verse dans la lymphe, et que cette dernière peut céder aux tissus comme une sorte de *pabulum*.

La série croissante des perfectionnements organiques, dans cet ordre d'idées, sera donc la succession d'animaux dépourvus de système lymphatique, pourvus de cet appareil seulement, et enfin d'animaux pourvus en outre d'un système sanguin, destiné à rendre les échanges organiques plus complets et plus rapides. Mais ce serait une erreur de croire que les animaux tout-à-fait inférieurs, dépourvus totalement de cavités lymphatiques, ne jouissent pas pour cela de tous les attributs de l'animalité. Les rhizopodes, les amibes, semblables à des cellules, poussant des pseudopodes comme les globules blancs, possèdent les fonctions principales dévolues aux animaux. Ils se meuvent, saisissent leur proie à l'aide de leurs prolongements, l'ingèrent en l'entourant de leur masse protoplasmique, l'élaborent dans leur masse et en rejettent le résidu au dehors. Ils sont sensibles, car ils saisissent une proie. Ils consomment l'oxygène ambiant dans leurs combustions organiques. L'apparition du système lymphatique chez les animaux n'est donc qu'un premier stade de perfectionnement dont l'importance semble au premier abord s'atténuer chez les vertébrés supérieurs, parce qu'à nos yeux les phénomènes de la circulation du sang sont plus évidents et dominent la scène, mais il ne faut pas oublier que dans les types organiques même les plus élevés, les cavités séreuses, les

voies lymphatiques et le tissu conjonctif lâche sont le véritable milieu intérieur dans lequel naissent et vivent les éléments anatomiques et que ces voies constituent de la sorte, pour ainsi dire, le stroma de l'organisme entier.

TROISIÈME LEÇON.

Sommaire. — Suite de l'étude des tissus généraux. — Développement du système vasculaire sanguin. — Les vaisseaux de l'aire vasculaire apparaissent sous forme d'îlots sanguins discontinus. — L'accroissement des vaisseaux déjà formés suit la même loi générale de développement que ceux de l'aire vasculaire. — Taches laiteuses du grand épiploon. — Cellules et réseaux vaso-formatifs. — Organes du mouvement. — Corrélation du système musculaire et du système nerveux. — Mouvements musculaires. — Mouvements glandulaires. — Mouvements électriques.

Messieurs,

Dans notre dernière réunion, nous avons commencé l'étude du système sanguin, et je crois vous avoir montré que son apparition dans l'organisme élevé des seuls vertébrés constitue l'un des derniers et peut-être le plus important des perfectionnements successifs qu'on observe dans la série. Je dois ajouter maintenant que ce système a sa loi particulière de développement, bien différente de celle qui préside à la formation et à l'extension des voies lymphatiques. Vous ne sauriez, sans cette dernière étude, acquérir les notions préalables qu'il est indispensable de posséder avant d'entreprendre l'analyse de tissus spéciaux et complexes, tels que le tissu musculaire et le tissu nerveux.

Ces deux derniers tissus sont, en effet, dans un rapport constant avec le système sanguin et le système lymphatique qui concourent à la formation des organes musculaires et nerveux, et qui sont nés comme eux du même feuillet moyen du blastoderme.

Vers la quarantième heure de l'incubation, le germe du

poulet paraît entouré d'une auréole transparente : c'est la zone pellucide en dehors de laquelle se développent les premiers vaisseaux. Ceux-ci forment d'abord un cercle rouge, ou jaunâtre, concentrique à la zone pellucide, semé de taches arrondies ou de figure irrégulière, isolées les unes des autres et qui contiennent du sang. Wolff et Pander avaient décrit ces taches sous le nom d'*îlots sanguins;* Remak, au contraire, les croyait formées par l'accumulation du liquide sanguin dans des canaux vasculaires qui, s'étant vidés au-dessus et au-dessous de la tache jaune, restaient par suite affaissés dans les points où ils n'étaient plus turgides et devenaient de la sorte invisibles. Les observations postérieures de His ont établi la justesse de celles de Wolff et de Pander, et l'inexactitude de l'opinion de Remak. Nous savons donc actuellement, que les îlots sanguins de l'aire vasculaire du germe se développent sur place avec le sang qu'ils contiennent, qu'ils ne sont point reliés primitivement entre eux par des canaux, que leur apparition chez l'embryon est isochrone et non subséquente à celle du cœur, et que, par conséquent, les différentes parties du système sanguin primitif se développent dans le germe, non par le bourgeonnement extensif d'une seule cavité, mais par points isolés originairement discontinus.

Ce n'est pas, du reste, seulement dans l'aire vasculaire de l'embryon que les vaisseaux sanguins apparaissent ainsi isolément par groupes. La même loi de développement subsiste, en dehors de la vie embryonnaire, chez les animaux dont les réseaux vasculaires sanguins s'accroissent par juxtaposition de réseaux nouveaux. Je me hâte de vous dire, Messieurs, que je devrai justifier cette assertion par des faits, car elle paraît complétement en désaccord avec les idées universellement acceptées, et que les observations à juste titre estimées de Golubew avaient semblé corroborer entièrement il y a quelques années. En

effet, cet histologiste distingué, observant le développement des vaisseaux sanguins dans l'expansion membraneuse de la queue des têtards de la grenouille, l'avait vu s'opérer par un véritable bourgeonnement des canaux préexistants, formant d'abord un réseau plein, dont les branches, émanées des cellules de la paroi vasculaire, se creusaient ensuite peu à peu pour constituer de véritables vaisseaux perméables au sang.

Si l'on généralisait ces faits, et si de l'observation faite sur un seul objet d'étude, isolée, et qui probablement ne représente qu'un cas tout particulier du développement, on déduisait une loi générale, on pourrait conclure qu'après la naissance l'accroissement du système sanguin s'opère par une série de bourgeonnements continus entre eux et partant des premiers vaisseaux ; mais si l'on étudie cet accroissement sur des membranes minces, infiniment mieux disposées pour l'observation que la queue du têtard, comme l'épiploon du lapin encore jeune, on reconnaît bientôt qu'il existe entre le mode d'accroissement des vaisseaux après la naissance et leur mode d'apparition dans la zone vasculaire du germe, un parallélisme complet.

Vous comprendrez facilement qu'une membrane mince, et d'une telle délicatesse que, pour en séparer les deux lames accolées, il faut les faire flotter dans un liquide, constitue un objet d'étude infiniment supérieur à celui que nous fournit la queue du têtard. En effet, les vaisseaux sanguins, plongés dans cette dernière au sein d'une masse de tissu conjonctif à cellules étoilées, sont mêlés aux réseaux nerveux et lymphatiques, recouverts par les couches épidermiques. De plus, tous les éléments divers qui composent l'expansion membraneuse sont masqués chez la larve jeune par les granulations vitellines, et chez le têtard déjà développé par l'épaisseur des couches superposées. Par contre, les réseaux vasculaires du grand épiploon du lapin sont d'une étude très facile, ils sont encore

en voie d'accroissement deux mois après la naissance ; on les peut injecter facilement et reconnaître sans difficulté les points exacts où ils cessent d'être perméables.

Les réseaux vasculaires sanguins du grand épiploon se développent, en effet, d'une manière assez tardive, et la séreuse épiploïque, que l'on retrouve, ainsi que l'avait remarqué Bichat, sur les embryons des mammifères, ne revêt communément sa structure définitive et réticulée qu'après la naissance. Chez le lapin, en particulier, elle constitue pendant les premières semaines de la vie extra-utérine une membrane séreuse ordinaire, dépourvue à la fois de trous et de vaisseaux. Elle est seulement semée de distance en distance de petites taches opalescentes, irrégulièrement arrondies, étalées en surface, et ressemblant à des gouttes de lait qu'on aurait laissé tomber sur la membrane. Ces *taches laiteuses*, contenues dans l'épaisseur de l'épiploon, sont formées par l'accumulation sur un point donné d'un certain nombre de cellules semblables aux globules blancs de la lymphe et du sang. L'on pourrait, en conséquence, considérer ces points particuliers de rassemblement comme des follicules lymphatiques rudimentaires.

Ces follicules, compris dans l'épaisseur de la lame épiploïque, et constitués par l'agglomération de cellules lymphatiques, semblent destinés à élaborer la lymphe, qu'ils rejettent dans le canal lymphatique primitif, représenté par la grande séreuse péritonéale, au fur et à mesure qu'ils l'élaborent. Je vous ferai remarquer que cette opération s'exécute alors que l'épiploon n'est encore parcouru par aucun vaisseau sanguin. La membrane séreuse, dépourvue du système vasculaire de perfectionnement, suffit donc seule à la formation et à l'élaboration de la lymphe.

Mais, vers le moment même de la naissance, le système sanguin apparaît, pénètre la membrane, et son réseau vasculaire primitif continue ensuite à s'accroître. On

peut alors observer dans l'épiploon la disposition des vaisseaux qui existent déjà, et le développement des nouveaux. Les taches laiteuses ou lymphatiques, fonctionnant depuis longtemps déjà et douées d'une grande activité formative, sont le siége même de ce développement qui s'opère toujours dans le voisinage des vaisseaux préexistants. Ces derniers, en effet, sont en quelque sorte entourés d'une atmosphère de taches laiteuses; les unes, immédiatement adjacentes à leurs parois, renferment des réseaux sanguins déjà perméables, ce sont les taches laiteuses vasculaires; d'autres, plus éloignées, ne sont pas encore vasculaires, mais le deviendront; d'autres, enfin, semées çà et là loin des vaisseaux dans la membrane, resteront stériles et ne seront jamais le siége du développement des nouveaux réseaux sanguins.

Si l'on examine avec un fort grossissement une tache laiteuse de la dernière variété, ou mieux encore si l'on fait l'observation avant l'apparition des vaisseaux sanguins dans l'épiploon, on reconnaît que primitivement les taches laiteuses sont formées comme je l'ai dit par l'agglomération de cellules lymphatiques juxtaposées.

Si, au contraire, on observe une tache voisine des vaisseaux sanguins, bien qu'encore non pénétrée par les bourgeons vasculaires perméables au sang, on découvre au milieu des cellules lymphatiques des éléments cellulaires ramifiés de forme absolument spéciale. On ne peut un seul instant confondre ces éléments ni avec les cellules lymphatiques arrondies et grenues qui gorgent la tache, ni avec les cellules plates, transparentes et souples du tissu conjonctif voisin, ou du revêtement endothélial de la séreuse. Comme on ne rencontre de pareilles cellules qu'au sein des tissus où se développent des vaisseaux sanguins, et qu'elles m'ont paru en corrélation directe avec la formation de ces derniers, je leur ai donné, quand j'en ai fait la découverte, le nom de cellules *vaso-formatives*. (*Fig. 2*).

Ces cellules possèdent une forme typique qui les fait reconnaître au premier abord. Elles sont allongées et munies de prolongements en forme de branches. Leurs noyaux plus ou moins nombreux ressemblent à des bâtonnets analogues à ceux des cellules musculaires de la

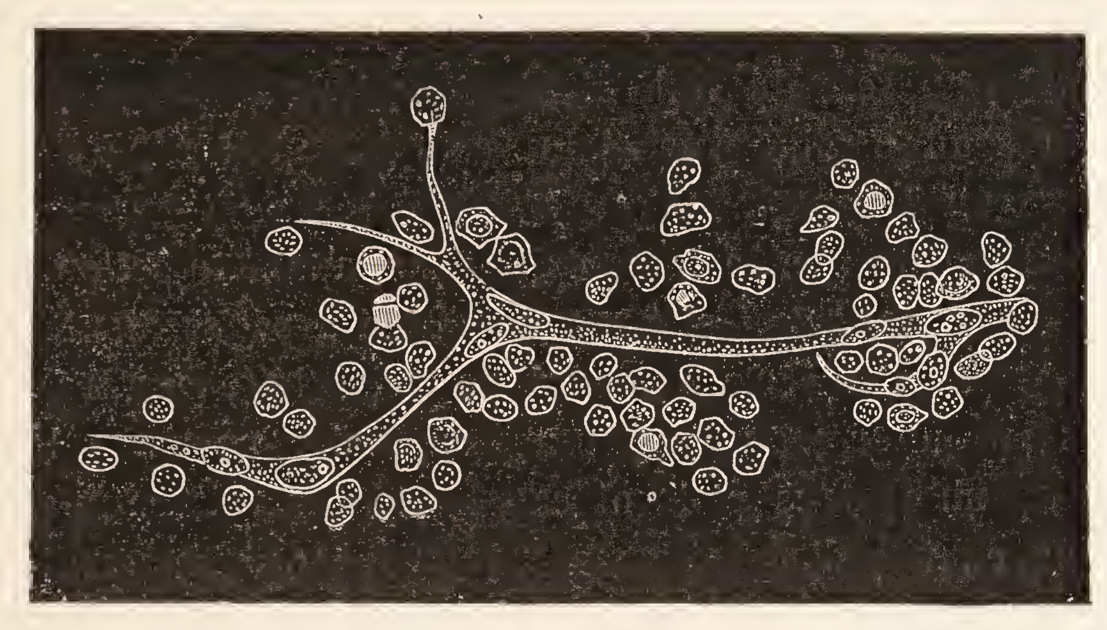


Fig. 2. — Une cellule vaso-formative développée dans une tache laiteuse du grand épiploon du lapin.

vie organique, auxquelles cependant je ne prétends nullement les comparer. Elles apparaissent au sein de la tache laiteuse avec une réfringence spéciale, comparable à celle d'un bâton de verre légèrement granuleux plongé dans une masse transparente. Les agents micro-chimiques ne les différencient pas moins évidemment des éléments cellulaires qui les entourent. Les cellules vaso-formatives absorbent, en effet, le carmin avec une grande énergie, et apparaissent alors au milieu de la tache laiteuse comme de longs tractus, hérissés de pointes et renfermant des noyaux allongés, irrégulièrement disséminés le long du corps de la cellule, ou placés à l'origine des points de bifurcation qu'elle présente.

Messieurs, l'origine de ces éléments cellulaires, quelques recherches que j'aie tentées à cet égard, est encore restée pour moi absolument obscure. J'ignore donc complé-

tement si la cellule vaso-formative est ou non un simple produit de transformation des cellules lymphatiques de la tache laiteuse ou des cellules du tissu conjonctif. Mais je puis assurer que leur existence est constante dans les taches laiteuses qui deviendront vasculaires, qu'elles s'y développent, et que leurs prolongements ramifiés s'anastomosent les uns avec les autres pour constituer, en fin de compte, au sein du follicule lymphatique embryonnaire, un réseau capilliforme plein, complétement séparé des vaisseaux déjà perméables.

Si l'on observe la lame épiploïque après injection des vaisseaux sanguins et avec un faible grossissement, on reconnaît qu'un certain nombre de taches laiteuses, traversées par un réseau d'apparence capillaire, ne sont reliées par aucun tractus plein ni canaliculé aux vaisseaux sanguins en voie d'accroissement, et que, conséquemment, le réseau vaso-formatif s'est développé d'une manière isolée, complétement en dehors des vaisseaux sanguins préexistants. Je vous ferai en outre remarquer que ce réseau baigne dans la lymphe de la tache laiteuse, qui reste intermédiaire dès l'origine au système vasculaire sanguin et aux tissus.

Le réseau vaso-formatif continue ensuite à s'accroître, et à prendre de plus en plus l'aspect général d'un lacis de capillaires tout en restant toujours plein. Les noyaux d'abord disséminés sans ordre se rangent en série plus ou moins alternante, et certains d'entre eux se placent au niveau de l'éperon qui sépare les branches de bifurcation de la cellule. Ultérieurement, les vaisseaux dans lesquels circule le sang abordent la tache laiteuse destinée à devenir vasculaire ; les artérioles s'abouchent avec la portion du réseau qui reçoit le courant afférent, les veinules se soudent à l'autre extrémité, et présentent toujours, au point où elles rejoignent le réseau vaso-formatif, un renflement notable, vestige de la disposition en cœcum qu'affectait leur bour-

geon initial. Enfin, les cellules vaso-formatives se creusent, sous la pression du sang, et se transforment en véritables capillaires.

Les faits que je viens d'exposer justifient pleinement, je pense, l'assertion que j'ai émise au début de cette leçon, et je crois vous avoir suffisamment montré que partout, dans l'organisme, le système vasculaire sanguin apparaît au sein des organes par points discontinus, et qui ne sont reliés entre eux que plus tard pour former le vaste système de la circulation. Les voies lymphatiques, au contraire, sont produites par l'extension graduelle de la cavité séreuse primitive. On les voit préexister au système sanguin, l'entourer au moment même où il se forme, et servir ainsi dès le début d'intermédiaires entre le sang et les tissus.

Vous comprendrez actuellement combien difficilement, sans les notions générales qui précèdent, et sans la connaissance sommaire de la morphologie et de la signification des deux systèmes vasculaires, vous eussiez abordé l'étude des organes musculaires et nerveux. Vous savez maintenant quelle est, au point de vue de l'anatomie générale, l'importance fonctionnelle du tissu conjonctif qui les délimite, les unit et les sépare. Vous avez pris une connaissance sommaire des vaisseaux qui les nourrissent, je puis donc en aborder dès maintenant la description, indiquée au programme des cours de cette année.

Ce n'est, du reste, nullement au hasard que j'ai choisi, comme objet de nos études, les systèmes musculaires et nerveux et les organes de la sensibilité, de l'incitation motrice et du mouvement qu'ils concourent à former par leur union. Physiologiquement, en effet, les deux systèmes qui nous occupent sont étroitement unis et comme conjugués. Il serait difficile de faire l'étude complète de l'un sans aborder celle de l'autre. Il n'est pas nécessaire d'entreprendre une analyse bien laborieuse des phénomènes du mouve-

ment pour se convaincre qu'ils ne constituent, au fond, qu'une réaction particulière du système nerveux, sans l'existence de laquelle ce dernier serait absolument muet et resterait sans influence sur l'organisme. Il est, d'autre part, difficile de concevoir les organes du mouvement, séparés et indépendants du système nerveux, du moins chez les animaux élevés au-dessus des Amibes et des Rhizopodes; c'est-à-dire chez ceux où la différenciation des fonctions s'est effectuée par la spécialisation des organes.

Cette union étroite du système musculaire avec le système nerveux est, d'ailleurs, évidente. L'observation la plus simple montre, en effet, que le signe de la sensation perçue, c'est-à-dire la seule notion appréciable de cette dernière, ne peut nous être fourni que par le mouvement. Sans l'existence des réactions motrices, la sensation serait, en effet, confinée dans le sujet qui la perçoit, et ne pourrait jamais être révélée. Elle resterait, en un mot, et, pour employer le langage de l'école, *absolument et indéfiniment subjective*.

Le mouvement musculaire, Messieurs, constitue donc une réaction, indicatrice de la sensation perçue par les animaux, et dont nous apprenons à calculer la signification exacte par les expériences que nous pouvons faire sur nous-mêmes. Nous atteignons ce but en analysant nos propres sensations, les réactions motrices auxquelles elles donnent naissance, et, en comparant, enfin, ces dernières à celles que nous provoquons artificiellement chez eux. Dans un ordre d'idées tout différent, le système musculaire est destiné avant tout, à produire dans l'organisme un travail mécanique, dont l'effet utile est déterminé. Pour effectuer ce travail, les systèmes névro-musculaires exécutent une série d'opérations constituant des phénomènes objectifs, dont nous sommes conséquemment les témoins, et qui sont principalement de deux ordres : 1° *les mouvements musculaires* ; 2° *les mouvements glandulaires*. Le

premier de ces deux termes se comprend de lui-même, le second exige d'être, à la fois, expliqué et justifié.

En anatomie générale, les organes ne doivent pas être seulement rapprochés les uns des autres lorsqu'ils possèdent une structure analogue ou identique, mais aussi quand l'on constate entre eux des similitudes suffisantes de fonctionnement. Je n'insisterai pas sur ce fait, bien connu depuis la célèbre expérience de Ludwig sur la sous-maxillaire, qu'une partie du travail d'une glande peut être facilement transformée en travail moteur, appréciable en kilogrammètres comme celui d'un muscle. Il me suffira, je pense, pour justifier mon assertion, de vous montrer que la mise en action d'un muscle et la mise en action d'une glande, sont le résultat de phénomènes nerveux absolument parallèles et entièrement comparables.

Or, si sur un animal vivant, un lapin par exemple, nous coupons le sciatique en son milieu et que nous excitions son bout périphérique, des mouvements musculaires se produisent simultanément dans les muscles animés par les filets terminaux du nerf sectionné. Ces mouvements sont dus à l'action directe du nerf sur les muscles. Si maintenant nous excitons le bout central, une série de mouvements plus ou moins adaptés s'exécute dans des muscles voisins, consécutivement à une impression sensitive, perçue par les centres, et réfléchie sur les nerfs moteurs. Ce sont là des mouvements réflexes.

Semblablement, l'excitation d'un filet nerveux particulier, la corde du tympan, détermine directement la sécrétion de la salive dans la glande sous-maxillaire. Nous retrouvons ici l'action directe du nerf sur l'organe ; d'un autre côté, les impressions gustatives recueillies par le lingual, ou même le simple souvenir de ces impressions perçues, réveillé dans le cerveau, met la glande en action et fait couler la salive. La glande sous-maxillaire est donc dans son mode de fonctionnement absolument comparable

au muscle, puisqu'elle peut être mise en activité comme ce dernier, soit par excitation directe, soit par voie réflexe. Au point de vue des phénomènes nerveux qui la déterminent, la sécrétion peut donc être considérée ici comme l'équivalent du mouvement musculaire. Quant au travail accompli, nous avons vu qu'il est considérable, puisque si l'on distrait du mouvement produit la portion absorbée par les actions chimiques, on peut encore s'en servir comme d'un véritable moteur mécanique pour soulever une colonne de mercure.

Certains animaux enfin, comme les torpilles, possèdent des organes particuliers soumis à l'influence directe ou réflexe du système nerveux et destinés à produire une forme particulière du mouvement, c'est-à-dire des *phénomènes électriques*. Nous devrons étudier ces organes en leur lieu, mais pour le moment nous n'y insisterons pas, et nous décrirons d'abord les muscles et les organes musculaires, qui sont de tous les agents du mouvement ceux qui fournissent à l'observateur les réactions motrices les plus nettes. Nous passerons ensuite en revue les cordons nerveux, leurs terminaisons périphériques dans les muscles et les organes électriques, les organes électriques eux-mêmes, les glandes et leurs nerfs ; nous chercherons à faire l'analyse des principaux phénomènes qui accompagnent les sécrétions glandulaires. Puis, nous étudierons les centres nerveux, élaborateurs des incitations motrices, et les ganglions que l'on doit, en anatomie générale, considérer comme des masses nerveuses périphériques analogues aux masses centrales. Nous rechercherons enfin quels sont les modes de terminaison des cordons nerveux dans les organes de la sensibilité, car nous ne devons pas oublier que le mouvement n'est que la réaction d'un organisme sensible, et que les impressions sensitives sont le point de départ de toute action musculaire, soit directe et voulue par l'animal,

soit inconsciente et réflexe, mais toujours adaptée à un but déterminé, et subissant ainsi fondamentalement l'influence directrice du système nerveux.

Messieurs, la route que je me propose de parcourir avec vous est longue et semée d'obstacles. Quelles que soient les études préalables que j'aie faites des points qui doivent nous occuper, certains d'entre eux pourront nous paraître encore plus ou moins obscurs. Nous prolongerons alors notre exploration sur ces points mêmes, et conformément à la tradition séculaire du Collége de France, nous y ferons comme des haltes dans le but de chercher et de découvrir la vérité.

QUATRIÈME LEÇON.

Sommaire. — Etude générale des organes du mouvement. — Mouvements des Amibes, des Rhizopodes, des Infusoires ciliés. — 1re différenciation des éléments nerveux et musculaires. Cellules névro-musculaires des hydres d'eau douce. — Les divers modes du mouvement peuvent être tous étudiés chez un même vertébré. — Mouvements amiboïdes des cellules lymphatiques, des épithéliums à cils vibratiles, des muscles lisses à contraction lente et involontaire. — Muscles volontaires : à contraction brusque et rapide ; à contraction lente et progressive. — Adaptation des organes aux fonctions.

Messieurs,

Si nous ne connaissions les mouvements curieux des sensitives et ceux non moins remarquables qui s'opèrent dans le protoplasma de certaines cellules végétales, nous pourrions, comme les anciens, définir les animaux par leurs mouvements. Si nous suivons ces mouvements dans la série, nous les voyons se perfectionner graduellement. Ils deviennent en effet de plus en plus étendus et de plus en plus spéciaux, en même temps que les organes chargés de les exécuter se différencient les uns des autres.

Dans les organismes tout à fait simples comme ceux des amibes, les mouvements s'exécutent à l'aide de prolongements de la masse entière de l'animal, qui s'étire pour former des expansions non persistantes appelées *pseudopodes*. Ces derniers ne sont, en effet, nullement préformés et résultent simplement de l'extension, dans un sens donné, de la masse molle du corps de l'animalcule. Au bout d'un certain temps, généralement assez court, le pseudopode rentre dans la masse grenue qui forme l'amibe, tandis qu'un

autre point de celle-ci fournit une ou plusieurs expansions nouvelles qui s'effacent peu après à leur tour, de la même façon que la première. On rencontre des mouvements semblables chez les Rhizopodes, dont les expansions rétractiles, bien étudiées par Max Schultze, sont le siége de courants intérieurs analogues à ceux qui s'opèrent au sein du protoplasma de certaines cellules végétales.

Chez d'autres infusoires, on voit apparaître le mouvement ciliaire, résultant de l'action d'organes particuliers et persistants, chargés uniquement de l'exécuter. Ces premiers organes du mouvement, *les cils*, hérissent le corps tout entier ou seulement certaines de ses parties et sont animés de mouvements vibratoires. Jusqu'ici cependant on ne peut distinguer de l'organe du mouvement celui qui préside à l'élaboration de l'incitation motrice et celui qui transmet cette dernière au moteur lui-même. La séparation s'effectue seulement chez les polypiers et notamment chez les hydres d'eau douce bien étudiées à ce point de vue par Kleinenberg. Dans ces animaux encore très-simples, puisque la cavité centrale de leur corps consiste en une poche qui reçoit l'eau chargée d'oxygène et de substances alibiles, et joue ainsi le double rôle de surface respiratoire et d'intestin, les fonctions de la génération ne sont déjà plus confondues. Celles de l'innervation et du mouvement commencent à se différencier. La poche munie de tentacules, qui compose le corps de l'hydre, est revêtue d'un *ectoderme* ou tégument épais séparé de la couche interne, muqueuse, ou *endoderme* par un plan fibreux nommé *mésoderme* (*Fig.* 5). Il est facile de constater que lorsque l'animal se contracte sur les aliments ingérés, le mésoderme est le siége et l'agent de cette contraction. Il doit par suite contenir les organes qui l'exécutent. Kleinenberg, en dissociant le corps de l'hydre par la macéraion dans les acides dilués (acide acétique à 1 p. 100 ou 1 p. 1000), est en effet parvenu à isoler les éléments con-

tractiles du mésoderme, et il a pu reconnaître qu'ils étaient constamment reliés de la manière suivante aux cellules de l'ectoderme.



Fig. 3. — Coupe de la poche ou corps de l'hydre d'eau douce. L'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme sont superposés de haut en bas.

D'après Kleinenberg, dont je n'ai pu encore contrôler les observations, le mésoderme de l'hydre d'eau douce est formé de filaments imbriqués, présentant une analogie lointaine avec les fibres cellules musculaires, mais qui ne sont



Fig. 4. — Cellules névro-musculaires de l'hydre d'eau douce, d'après Kleinenberg.

nullement des éléments cellulaires isolés. Bien au contraire, ils ne doivent être considérés que comme des expansions des cellules de l'ectoderme, auxquelles ils sont reliés par un pédicule plus ou moins distinct, parfois allongé sous forme de tige (*Fig. 4*).

Il résulte de cette disposition des cellules formées de deux segments ou étages distincts. Le segment supérieur et externe, qui fait partie de l'ectoderme contient un noyau entouré de granulations protoplasmiques. Le segment inférieur est constitué par une expansion en forme de pied de la cellule de l'ectoderme. D'un autre côté, le mésoderme contractile est formé exclusivement par la réunion des expansions des cellules ectodermiques, d'où l'on peut conclure avec vraisemblance que ces expansions elles-mêmes sont douées de contractilité.

Kleinenberg a donné aux éléments singuliers que nous venons de décrire le nom de cellules *névro-musculaires*, et il a admis que la portion élargie, munie d'un noyau et qui fait partie de l'ectoderme, représente dans la cellule à deux segments qu'il a décrite l'élément cellulaire nerveux. La partie contenue dans le mésoderme, douée de propriétés contractiles, représenterait pour lui l'élément musculaire. Si l'on se place à un point de vue très-général, la conception de Kleinenberg ne paraît pas invraisemblable. Nous savons, en effet, que les cellules de l'axe gris myélencéphalique émanent du feuillet corné du blastoderme qui se déprime pour former chez l'embryon le sillon primitif, premier vestige du système nerveux central. Il existe donc entre les cellules du tégument et les cellules nerveuses une communauté réelle d'origine ; ces dernières ne sont, en effet, que des éléments particuliers du feuillet corné, séparés du reste et modifiés pour une fonction spéciale. On peut donc comprendre que chez des animaux tout à fait inférieurs comme les hydres, les propriétés du système nerveux restent diffuses dans la peau dont les cellules deviennent alors à la fois le siége des impressions sensitives et le point de départ des incitations motrices.

On peut considérer de la sorte, chez l'hydre, l'expansion mésodermique de la cellule névro-musculaire comme un organe du mouvement dépendant de cette cellule même.

On voit ainsi dès l'origine les segments extrêmes de la chaîne névro-musculaire former un tout continu. Cette continuité subsiste à mesure que la différenciation indiquée seulement chez l'hydre se poursuit et s'accentue. En même temps que les deux extrémités de la chaîne motrice, c'est-à-dire la cellule nerveuse et le muscle subissent des transformations morphologiques corrélatives à leurs perfectionnements successifs, ils s'éloignent plus ou moins l'un de l'autre. Le segment intermédiaire qui les relie, c'est-à-dire le nerf, prend par suite une longueur plus ou moins grande.

Nous reconnaîtrons bientôt, Messieurs, que les réactions physiologiques des divers organes du mouvement sont variables avec la longueur même de la tige conductrice qui les réunit aux centres.

Les considérations qui précèdent étaient, je crois, nécessaires pour bien montrer que les différents organes qui concourent à la production du mouvement, d'abord confondus, puis incomplétement séparés et localisés en des points différents d'une même cellule, restent dans les organismes les plus élevés toujours étroitement unis et comme conjugués. Je ne poursuivrai pas dans la série les perfectionnements croissants de ces organes. Cette étude est du ressort de l'anatomie comparée, non de l'anatomie générale. Au début de ces leçons je vous définissais cette dernière science : « *l'Histologie comparée, limitée à un seul organisme.* » Je puis maintenant justifier cette définition. Vous connaissez déjà les principaux modes suivant lesquels les mouvements s'exécutent chez les animaux. Vous savez que les éléments anatomiques peuvent être contractiles à la manière des amibes et des rhizopodes, des infusoires ciliés, des hydres d'eau douce, qu'il existe enfin des muscles à contraction lente et des muscles à contraction brusque. Je ne vous montrerai pas ces mouvements chez des êtres différents où nous pourrions les étudier isolément

les uns après les autres, nous les trouverons, en effet, réunis chez les vertébrés supérieurs, et pour les étudier tous un lapin nous suffira.

Je vais pratiquer devant vous sur l'un de ces animaux la section du bulbe. L'opération est faite rapidement, le lapin exécute quelques mouvements convulsifs et reste ensuite dans une immobilité complète et définitive, il est mort en tant qu'individu, mais si nous pratiquons la respiration artificielle, vous n'ignorez pas que les éléments anatomiques qui composent ses tissus et ses organes persisteront à vivre tant que la respiration sera continuée. Si, dans ces conditions, nous étudions les organes du mouvement, nous verrons que certains d'entre eux ont cessé de fonctionner, que certains autres, au contraire, ont gardé leur activité normale. Les mouvements volontaires exclusivement placés sous la dépendance de l'encéphale ont en effet cessé d'exister. Inversement ceux dont l'origine est périphérique ont continué à s'exécuter. Pour prendre des exemples, les membres sont flaccides, mais le cœur bat, les cils vibratiles continuent la série de leurs ondulations, les cellules lymphatiques sont demeurées actives et poussent des pseudopodes.

Si, en effet, nous ouvrons l'animal, et si nous recueillons à l'aide d'une pipette effilée la lymphe dont est remplie la citerne de Pecquet, nous pourrons constater, en l'étudiant sur la platine chauffante, que les éléments cellulaires jouissent entre 37° et 40°, et en présence de l'oxygène, de toutes leurs propriétés motrices ordinaires. Les cellules de la lymphe observées de la sorte poussent en effet des pseudopodes comme les amibes, et se fixent aux surfaces par ces prolongements, absolument comme avant la suppression de l'influence nerveuse encéphalique opérée par la section du bulbe. L'action du système nerveux central sur les éléments de la lymphe peut donc être considérée comme absolument nulle, du moins en ce qui regarde l'excitation de leurs mouvements.

Nous retrouvons également chez le lapin le mouvement vibratile, complétement analogue à celui qu'on observe chez les infusoires ciliés. Il ne paraît pas beaucoup plus influencé que le mouvement amiboïde par la suppression des centres nerveux encéphaliques. Si, en effet, nous râclons la trachée et si nous examinons dans le sérum du sang ou dans l'albumine les cellules épithéliales détachées de la paroi, nous voyons leurs cils vibrer à peu près normalement. Il résulte de là que le cil vibratile ne reçoit point directement l'incitation motrice du système nerveux central, mais la puise probablement dans la cellule même qui le supporte, puisque ses ondulations continuent quand cette cellule a été isolée de l'organisme, et cessent au contraire quand, dans la préparation, le cil a été accidentellement séparé de cette dernière.

Nous allons voir maintenant qu'à côté de ces mouvements entièrement indépendants du système nerveux, que l'on pourrait à la rigueur appeler *cellulaires*, l'organisme du lapin nous en montre d'autres, analogues à ceux qui se passent dans le mésoderme des hydres et s'exécutant d'une manière très-peu différente.

Le cœur bat, en effet, dans la poitrine après la section du bulbe. Si même on l'arrachait il battrait pendant un certain temps sur la table d'expérience. Ce fait est bien connu, mais dans l'espèce il acquiert une grande importance, car il montre que le cœur puise en lui-même l'incitation motrice qui détermine sa contraction. Conséquemment les segments extrêmes de la chaîne motrice, la cellule nerveuse et la cellule musculaire doivent être dans cet organe très-peu éloignés les uns des autres, de manière à constituer par leur union un ensemble plus ou moins analogue à la cellule névro-musculaire de Kleinenberg. Or, nous savons aujourd'hui, Messieurs, grâce aux recherches de Remak, de Ludwig et de Bidder, que le myocarde est semé d'amas ganglionnaires. D'un autre côté, Stannius a

montré par l'expérience l'influence directe exercée par ces masses nerveuses sur la contraction des fibres musculaires du cœur auxquelles elles sont pour ainsi dire adjacentes.

Une expérience bien simple et que je vais exécuter sous vos yeux, montre également que dans les plans musculaires de l'intestin les cellules nerveuses sont aussi très-voisines des éléments anatomiques chargés d'exécuter la contraction, c'est-à-dire le mouvement. Quand on ouvre l'abdomen d'un lapin récemment sacrifié par la section du bulbe, on voit se produire le phénomène bien connu des mouvements péristaltiques spontanés. Ces mouvements s'exécutent lentement, par ondulations successives et comme propagées. D'un autre côté, sous l'influence des excitants électriques, on voit l'intestin se contracter de deux façons essentiellement différentes. Si nous excitons, à l'aide d'un courant interrompu, sa tunique musculaire sur un point donné, nous voyons se former, sur le lieu même de l'excitation une sorte de plaque dure qui devient rapidement exsangue et acquiert une consistance en quelque sorte cartilagineuse. Ce premier phénomène est dû à l'excitation directe des fibres musculaires lisses de l'intestin ; il consiste dans une espèce de contraction tonique analogue à celle qui se produit dans le pied des mollusques gastéropodes quand on les irrite, et qui atteint son maximum d'intensité avec une certaine lenteur. Mais bientôt de ce point contracté partent des ondes péristaltiques qui se propagent au-dessus et au-dessous de lui avec une intensité décroissante. Dans ce deuxième stade de la contraction, tout se passe donc comme si l'excitation primitive s'était irradiée autour du point excité, déterminant de proche en proche des incitations secondaires de plus en plus faibles à mesure que croît la distance du point contracté au point excité, et mettant en action l'une après l'autre des zones musculaires successives.

Dans ce dernier phénomène, il est clair que le courant

électrique n'agit pas directement sur les fibres musculaires lisses qui sont situées en dehors du nœud de contraction primitive. Les contractions successives qui forment l'onde péristaltique ne peuvent être, en effet, produites que par des excitations motrices aussi successives. Il est probable que ces dernières sont consécutives à l'excitation des cellules nerveuses ganglionnaires disséminées par groupes dans les plans contractiles de l'intestin et qui tiennent sous leur dépendance, au point de vue de la contractilité des groupes particuliers de cellules musculaires dont elles ne sont séparées que par de très-courtes distances. En effet, après que l'excitation a cessé, le mouvement ondulatoire continue et se propage avec lenteur à partir du point excité. Mais une pareille disposition n'existe pas dans tous les muscles lisses soustraits à l'influence de la volonté. Sur le mésentère du lapin en expérience que vous avez sous les yeux, la circulation continue, le sang coule dans les artères, et vous n'ignorez pas que la paroi de ces dernières est revêtue d'une tunique contractile formée de fibres musculaires. Si nous appliquons sur un point donné des ramifications de la mésaraïque, les électrodes d'un courant induit et interrompu, l'artère se contracte sur le lieu même de l'excitation, un rétrécissement temporaire se forme, mais on n'en voit plus partir d'ondes péristaltiques comme dans l'intestin. Si notre hypothèse est exacte, les cellules nerveuses d'où partent les incitations motrices qui font contracter la tunique moyenne de l'artère sont donc relativement éloignées et situées en dehors de la sphère d'action du courant. Or, vous savez, Messieurs, que les tuniques artérielles, au point de vue de leur innervation diffèrent considérablement de celles de l'intestin, et qu'elles sont totalement dépourvues de cellules ganglionnaires.

Ainsi nous voyons, par ce qui précède, que des muscles identiques entre eux en tant que muscles comme le sont ceux des tuniques artérielles et de l'intestin peuvent différer

profondément en ce qui regarde leurs connexions avec les masses nerveuses, origines des incitations motrices qu'ils reçoivent. Nous pouvons aller plus loin. Le lapin que j'ai mis en expérience devant vous est une femelle ; si nous excitons son utérus non gravide, nous constatons qu'il est absolument insensible à l'action de l'électricité. Si nous dissocions cependant sa paroi, nous la trouverons composée de fibres musculaires, il est vrai, peu développées, mais pourtant reconnaissables à leurs caractères histologiques. Voilà donc un muscle dans lequel non-seulement la contraction ne se propage pas, mais encore dans lequel elle ne se produit pas, même localement. Nous aurons tout à l'heure l'explication de ce fait singulier, paradoxal seulement en apparence.

Nous avons vu jusqu'ici les différents muscles que nous avons excités, le cœur excepté, se contracter lentement sur le point même de l'excitation, et le mouvement, quand il se propage, ne s'est produit que sous les formes d'ondulations successives. Si maintenant nous appliquons les électrodes sur l'œsophage, qui, de même que les muscles des membres, est resté définitivement immobile depuis que la section du bulbe a été opérée, nous voyons ce muscle creux se contracter brusquement dans toute son étendue. Le même mode de contraction s'observe dans le muscle grand adducteur de la cuisse que je découvre et que j'excite. Ce muscle se contracte tout à coup, et chaque interruption du courant induit donne lieu à une secousse distincte, produite par la contraction instantanée de la masse musculaire tout entière.

Le muscle adducteur du lapin, de même que la plupart des muscles volontaires, chez cet animal, présente une coloration à peine rosée. C'est à proprement parler un muscle blanc. Si nous considérons maintenant le muscle demi-tendineux ou le soléaire, nous les voyons colorés en rouge et tranchant par cette coloration sur les muscles pâles qui

les entourent. Leur mode de contraction diffère également, et d'une manière totale, de celle des muscles blancs analogues au grand adducteur. Sous l'influence de l'excitation électrique produite par un courant interrompu de 20 à 50 fois par seconde, on voit la contraction du muscle rouge commencer lentement et se poursuivre progressivement et sans secousses distinctes pour arriver au tétanos. Si l'on cesse alors d'exciter le muscle rouge, sa décontraction n'est pas brusque comme celle du muscle pâle ; elle s'opère progressivement comme la contraction et ne devient entière qu'au bout d'un certain temps après que l'excitant électrique a cessé d'agir sur le muscle.

Il existe donc, au point de vue physiologique, chez le lapin, deux sortes de muscles recevant l'incitation motrice de cellules situées dans les centres nerveux éloignés, et dont le mode de contraction est absolument différent. Les uns pâles et translucides ont des contractions brusques et rapides, les autres, colorés en rouge se contractent lentement et progressivement. Ces deux sortes de muscles se retrouvent, d'ailleurs, séparés les uns des autres chez certains animaux avec une apparence et des réactions identiques, notamment chez les raies, à la face dorsale et entre les arêtes des nageoires latérales.

Si l'on vient à exciter, sur un de ces animaux convenablement préparé, la cornée transparente avec un fort courant, la nageoire du côté opposé se soulève brusquement sous l'influence de la contraction réflexe et brusque des muscles blancs. Ceux-ci se détendent subitement dès que l'excitation a cessé, mais la nageoire, au lieu de retomber tout d'un coup, revient à sa situation première graduellement et avec une assez grande lenteur. Elle est, en effet, soutenue par des bandelettes musculaires rouges, dont la décontraction s'opère peu à peu, régularisant ainsi le mouvement de descente que subit l'organe natatoire.

Chez d'autres animaux la distinction entre les muscles à

contraction brusque et rapide et les muscles à contraction lente et progressive ne peut se faire par la simple vue. Pour prendre un exemple chez l'hippocampe, toutes les masses musculaires sont pâles et translucides, mais tandis que les muscles moteurs de la nageoire dorsale, vibrant avec rapidité pendant la nage, donnent sous l'influence des excitants électriques la réaction des muscles à contraction brusque, et que ceux des nageoires accessoires, voisines des ouïes, se comportent de la même façon, tous les autres muscles du corps agissent à la manière des muscles rouges du lapin. Cette disposition rend compte de la lenteur et de la souplesse comme vermiculaires avec lesquelles s'exécutent les mouvements du corps de l'animal, étrangers au mécanisme de la natation. Je citerai enfin un dernier exemple. Tous les muscles de la grenouille sont optiquement blancs. Tous ceux que nous avons soumis à l'expérimentation, à l'exception de la langue de l'animal, sont à contraction brusque. Cette dernière se contracte lentement et progressivement sous l'influence des courants interrompus et sa décontraction, une fois l'excitation cessée, est également lente et progressive.

Il était nécessaire d'établir que les propriétés des muscles à contraction brusque et rapide, et celles des muscles à contraction lente et soutenue, dépendent uniquement de ces muscles eux-mêmes et que les nerfs n'y sont pour rien. Il est facile de faire cette démonstration en supprimant, chez un animal vivant, l'action du système nerveux moteur à l'aide du curare. Si l'on maintient la vie, chez un lapin curarisé, en pratiquant la respiration artificielle, et si l'on excite successivement les muscles rouges et blancs de ses pattes postérieures, longtemps après que la paralysie des nerfs moteurs s'est effectuée, les résultats sont absolument les mêmes que chez le lapin dont le bulbe a été sectionné; les muscles se contractent chacun à leur manière.

Il résulte de là, que les phénomènes observés dans les

deux ordres de muscles appartiennent bien à leur substance, et non à des modalités particulières de l'incitation motrice. Ici, une dernière question se présente ; nous devons, en effet, déterminer si l'incitation normale, transmise aux muscles rouges et blancs par les cordons nerveux, c'est-à-dire l'incitation naturelle, agit sur les appareils contractiles de la même manière que les excitants artificiels.

Sur un lapin, dont le bulbe a été sectionné, et dont on entretient la vie par la respiration artificielle, nous coupons le nerf sciatique en deux points : immédiatement au-dessous de l'échancrure ischiatique et à la partie moyenne de la cuisse. Nous avons supprimé, de la sorte, les actions réflexes, d'une part ; de l'autre, l'action directe sur les muscles du segment tibial de la patte. Excitons maintenant le tronçon isolé du nerf à l'aide d'un courant interrompu ; nous voyons le muscle demi-tendineux et les muscles pâles qui l'entourent entrer en contraction, et celle-ci se produit suivant le mode spécial à chaque ordre de muscles. Le demi-tendineux se contracte lentement et progressivement, les muscles pâles se raccourcissent brusquement. Il résulte, de là, que les nerfs volontaires agissent sur les deux ordres de muscles comme le ferait une excitation directe.

Messieurs, les diverses expériences que je viens de faire devant vous, celles dont je vous ai simplement raconté les détails, vous ont, je pense, suffisamment montré qu'il existe deux variétés bien distinctes de muscles soumis à l'influence de la volonté. Parmi les muscles soustraits à cette influence, vous avez vu ceux de l'intestin se comporter à l'égard des excitants électriques d'une autre façon que les muscles des artères, et les muscles de l'utérus à l'état de vacuité ne présenter aucune contraction. Nous reviendrons plus tard sur le mécanisme de la contraction utérine, qui se produit énergiquement dans cet organe au moment de l'expulsion de fœtus, mais dès maintenant nous sommes conduits à conclure qu'en dehors de la gestation,

les tuniques musculaires de l'utérus ne contiennent qu'en germe, pour ainsi dire, les fibres musculaires que la gestation développe et prépare pour un moment donné, qui est celui de la parturition.

Dans cet ordre d'idées nous arrivons à concevoir les différents organes musculaires comme subordonnés aux fonctions qui leur sont propres et auxquelles on les voit pour ainsi dire s'adapter. Les muscles à contraction lente du corps de l'hippocampe ne suffiraient pas à sa locomotion : ses organes locomoteurs sont pourvus de muscles à contractions brusques. La langue des animaux supérieurs a besoin de mouvements rapides pour la préhension, la déglutition ou pour des fonctions spéciales comme la parole, elle prend les réactions physiologiques d'un muscle à contraction brusque. Enfin, chez les raies, nous voyons les muscles à contraction lente jouer dans le mouvement des nageoires un rôle régulateur qui, très-probablement, constitue la véritable fonction des muscles rouges partout où ils se montrent. Dans la patte du lapin par exemple, le triceps sural est composé de muscles évidemment synergiques : les jumeaux qui sont des muscles blancs, le soléaire qui est un muscle rouge. Il est probable que, chez cet animal, ce dernier muscle, par ses contractions lentes et soutenues, joue un rôle important dans la production des mouvements synergiques eux-mêmes.

Messieurs, je ne poursuivrai pas plus loin l'analyse des propriétés générales des muscles. Je ne rechercherai pas chez les animaux supérieurs et chez l'homme la distribution topographique des masses musculaires qui diffèrent entre elles par leur mode de contraction. Je vous ai montré jusqu'ici les organes du mouvement dans leur ensemble d'une part, dans leur variété d'action de l'autre, et s'adaptant à la fonction qu'ils sont destinés à exécuter, tout en restant soumis aux mêmes dispositions morphologiques générales. C'est ainsi que les organes contractiles de tous

les ordres forment un système dans le sens attribué à ce mot par Bichat. Dans la prochaine leçon nous entrerons au cœur même de notre sujet et nous étudierons analytiquement les tissus dont je ne vous ai donné jusqu'ici qu'un aperçu synthétique.

CINQUIÈME LEÇON.

Sommaire. — Analyse histologique des organes du mouvement. — Muscles volontaires. — Faisceaux primitifs. — Méthodes d'isolement. — Consistance, dimensions du faisceau primitif. — Etude de ses parties constituantes. — I. *Sarcolemme*. — Préparation. — Propriétés. — Nature de cette membrane. — II. *Noyaux musculaires*. — Noyau des muscles volontaires des mammifères. — Noyau des muscles volontaires des batraciens ; des insectes. — Forme et rapports des noyaux dans le faisceau primitif.

Messieurs,

Nous avons étudié jusqu'à présent dans leur ensemble et d'une façon purement synthétique les différents modes du mouvement chez les animaux. Nous devons maintenant en faire l'analyse. Pour atteindre ce but, nous allons suivre une marche absolument inverse de celle qui nous a conduits, dans l'exposé général qui précède, de la notion du *mouvement amiboïde* à celle du *mouvement ciliaire*, puis à la connaissance du mouvement musculaire proprement dit, dévolu à des organes spéciaux que nous avons énumérés. Ces organes sont les *muscles lisses*, les *fibres cardiaques*, les *muscles volontaires* des deux ordres.

Je commencerai donc par l'analyse histologique du faisceau primitif des muscles volontaires, et ce n'est qu'après avoir complété son étude que j'entreprendrai celle des autres organes du mouvement dont la structure subit des simplifications graduelles. Nous descendrons de la sorte du faisceau musculaire strié à la cellule lymphatique contractile, et vous ne tarderez pas à reconnaître l'avantage résultant d'une pareille méthode.

Les muscles volontaires ont une apparence nettement fibrillaire qui avait frappé tous les anatomistes anciens. Bichat disait à ce propos que la fibre musculaire de la vie animale « toujours réunie à plusieurs autres fibres de même nature » qu'elle, facile par cette réunion à être distinguée à l'œil » nu, se dérobe même aux recherches microscopiques lors- » qu'on veut l'examiner d'une manière isolée, tant est » grande sa ténuité » (1). Les dimensions des faisceaux primitifs des muscles sont pourtant considérables. Elles atteignent de 10 à 80 millièmes de millimètre dans le sens de l'épaisseur et les rendent parfois difficiles à analyser à cause même de leur volume. La longueur des faisceaux musculaires primitifs est variable, ainsi qu'on en peut juger en comparant des fibres isolées, par le simple arrachement, sur diverses parties d'un même muscle de lapin récemment sacrifié.

L'arrachement des fibres musculaires à l'aide de la pince, constitue, on le conçoit, une méthode insuffisante pour arriver à l'isolement des faisceaux primitifs. Chez le chien, dont le tissu cellulaire est dense et résistant, elle est entièrement impraticable. Depuis les travaux de Moleschott et de Kölliker, nous possédons des moyens meilleurs de dissociation. Tandis, en effet, que les solutions faibles de soude et de potasse exercent sur les éléments anatomiques une action dissolvante énergique, les solutions concentrées, celles à 40 pour cent par exemple, n'agissent aucunement sur ces éléments tout en détruisant le tissu conjonctif qui les unit et les sépare (Moleschott). Certaines solutions acides, et par exemple l'acide azotique dissous dans l'eau dans une proportion de 20 pour 100 (Kölliker) constituent également des agents précieux de dissociation. Si l'on plonge un fragment de muscle dans la potasse à 40 pour 100 pen-

(1) Xav. Bichat. — *Anatomie générale*. Edition Maingault. Paris, Ladrange et l'Heureux, 1818. — Tome II, p. 315.

dant quelques minutes, ou dans l'acide azotique dilué pendant une ou deux heures, on peut ensuite isoler facilement les faisceaux primitifs, les étudier dans leur ensemble et mesurer leurs dimensions.

Vous n'ignorez pas, Messieurs, que dans l'eau surchauffée le tissu conjonctif se ramollit en se transformant en gélatine. Pour dissocier les faisceaux musculaires, Rollett a utilisé cette notion. Il place dans un tube fermé à la lampe, en présence d'une quantité minime d'eau, un fragment de muscle volontaire ; il chauffe ensuite à 120° dans un bain de sable, et quand il ouvre le tube, le tissu conjonctif intermusculaire est dissous et les faisceaux primitifs se séparent facilement les uns des autres.

Je vous signalerai enfin une dernière méthode d'isolement, applicable aux faisceaux primitifs des muscles volontaires de la grenouille. Si nous plongeons vivant un de ces animaux dans de l'eau chauffée à 55° centigrades, il entre presque immédiatement en convulsion ; ses membres se maintiennent ensuite dans une rigidité comme tétanique et enfin il meurt. Au bout de quelques minutes, le tissu conjonctif se ramollit, les tendons se détachent des faisceaux musculaires à l'extrémité desquels ils étaient soudés, et l'on peut facilement isoler ces derniers par la dissociation et les observer dans toute leur longueur.

Il est dès lors facile de constater que le faisceau primitif affecte la forme d'un cylindre plus ou moins allongé dont les extrémités s'effilent en pointe ou en cône, de telle sorte que la forme générale de la fibre isolée est celle d'un fuseau. Fréquemment l'extrémité du faisceau, au lieu d'être conique et mousse, est dentelée. Les dentelures terminales ne sont ordinairement pas comprises dans un même plan, mais se prolongent au-delà du faisceau comme le feraient à l'égard de l'avant-bras les doigts de la main écartés les uns des autres dans des attitudes différentes. Comme aussi, d'autre part, les objets observés au micros-

cope sont vus en projection horizontale, il résulte de cette disposition que les dentelures précitées paraissent superposées quand on a mis l'objectif au point sur la superficie du faisceau. Je dois ajouter que lorsqu'on a rapidement fixé les fibres musculaires dans leur forme en faisant agir sur elles une solution aqueuse d'acide osmique (à 1 p. 100 ou 1 p. 300), il devient facile de les dissocier sans les briser, et leurs dentelures terminales apparaissent avec une netteté parfaite. L'action brusque du réactif détermine, en effet, la coagulation presque immédiate de la substance musculaire du faisceau primitif. Les extrémités dentelées de ce dernier se montrent alors arborisées, comme les branches d'un arbre faisant suite au tronc qui les porte. De pareilles arborisations existent dans les muscles blancs du lapin, elles sont surtout nombreuses et bien développées dans la langue de la plupart des batraciens. Dans cet organe les faisceaux primitifs se terminent par des branches plusieurs fois bifurquées dont les dernières ramifications vont s'insérer à la face profonde de la muqueuse. Les points d'attache du muscle à cette membrane sont ainsi multipliés, mais la disposition fondamentale des faisceaux musculaires de la langue, à leur extrémité, reste identique dans le fond avec celle de tous les autres muscles volontaires.

Les faisceaux primitifs isolés peuvent être, avons-nous dit, observés facilement dans toute leur longueur. Cette dernière est éminemment variable ; c'est pourquoi les histologistes qui l'ont calculée ont donné à cet égard des chiffres peu concordants. Krause, entre autres, l'évalue à quatre centimètres au maximum. En particulier, chez la grenouille, on voit la plupart des faisceaux primitifs s'étendre dans toute la longueur du muscle qu'ils concourent à former, et s'insérer par leurs deux bouts aux deux tendons extrêmes.

Si maintenant on examine à un faible grossissement un

faisceau primitif de muscle volontaire, vivant dans son propre plasma, l'on reconnaît de prime abord qu'il possède un aspect caractéristique. Il est à la fois grisâtre et très-réfringent. Cette coloration grisâtre conduit naturellement à penser que la substance propre du faisceau musculaire n'est pas homogène. Un corps réfringent et homogène est en effet transparent. Or, vous savez, Messieurs, que le muscle volontaire présente une double striation transversale et longitudinale ; les lignes parallèles qui déterminent cette striation se coupent entre elles, et à angle droit, à des distances très-rapprochées. Elles limitent ainsi des particules très-minimes de substance musculaire réfringente. Il se passe entre ces particules juxtaposées des phénomènes de réfraction qui donnent au muscle un aspect grisâtre et terne. De la même façon qu'une lame de glace homogène et absolument translucide donne naissance, quand on la broie,à une poussière opaque, bien que l'indice de réfraction du verre n'ait pas changé, de même la striation de la substance musculaire réfringente donne aux faisceaux primitifs un aspect opalescent. Une expérience très-simple montre bien d'ailleurs que cette opalescence n'est pas une véritable opacité ; quand deux faisceaux primitifs se croisent,on voit au microscope, au travers du faisceau superposé, tous les détails les plus délicats de la striation du faisceau subjacent. Quant à l'éclat brillant du muscle, il paraît dû aux phénomènes de réfraction que produit la lumière en traversant sa substance contractile.

Nous avons reconnu jusqu'ici qu'un faisceau musculaire primitif, tendu sur une lame de verre, affecte la forme générale d'un fuseau très-allongé. Vous savez que l'observateur au microscope voit les objets en projection, et que la figure précitée peut être à la fois la projection d'un cylindre terminé par deux cônes ou d'un prisme terminé par deux pyramides. Si nous considérons l'image microscopique d'un faisceau primitif étalé sur la lame de verre

selon sa longueur comme sa projection horizontale, sa pro jection verticale devra être déterminée par des coupes en travers, perpendiculaires à son axe de figure. On peut pratiquer ces coupes plus ou moins facilement sur des muscles durcis par différentes méthodes(1); quelles que soient ces dernières, le résultat est toujours le même; le faisceau primitif, sur les sections transversales (c'est-à-dire vu en projection verticale), se montre sous la forme d'un polygone irrégulier à côtés rectilignes. La forme générale du faisceau est donc celle d'un prisme, non celle d'un cylindre, et cette forme prismatique paraît due à la pression réciproque qu'exercent les uns sur les autres les faisceaux musculaires primitifs adjacents entre eux.

La substance dont paraissent composés les faisceaux musculaires primitifs, si on les prend dans leur ensemble, est, en effet, non-seulement transparente, mais d'une souplesse extrême, ductile et se déformant avec facilité sous l'influence des pressions. A ce point de vue, elle est en quelque sorte comparable à celle qui forme les globules rouges du sang. Chez les Batraciens, comme vous le savez, on voit souvent ces derniers, accumulés dans une préparation, devenir polyédriques par pression réciproque, ou se modeler de diverses façons pour s'engager dans les ramifications vasculaires quand on les observe sur l'animal vivant, et circulant dans les vaisseaux du poumon. Comme les globules rouges, le faisceau musculaire est formé d'une substance molle, et les éléments divers qui concourent à sa structure ont une grande ductilité. Il peut donc se déformer facilement par pression réciproque et prendre ainsi l'aspect d'un prisme allongé.

---

(1) La meilleure méthode consiste à *fixer dans leur forme* les faisceaux musculaires en faisant d'abord agir la solution d'acide osmique à 1/100. Le petit fragment de muscle ainsi fixé est ensuite lavé, plongé dans la gomme et dans l'alcool, et les coupes transversales, colorées au picro-carminate, sont examinées dans la glycérine.

L'analyse histologique des faisceaux musculaires, à cause de leur délicatesse même et de la complexité de leur structure, constitue un problème difficile. Si nous prenons, en effet, comme objet d'étude l'un des faisceaux des muscles blancs du lapin, nous le voyons composé de parties multiples, à savoir : d'une gaîne extérieure ou *sarcolemme*, de *noyaux*, d'une *substance musculaire* proprement dite, possédant une double striation caractéristique. Nous allons actuellement, Messieurs, entreprendre séparément l'étude de chacune de ces parties. Nous essaierons ensuite de les grouper entre elles. Nous rechercherons enfin quels sont leur signification et leurs rapports au sein du faisceau primitif.

I. Sarcolemme. — On a donné le nom de sarcolemme à l'enveloppe extérieure du faisceau primitif. Cette enveloppe est d'une transparence et d'une ténuité extrêmes. Si l'on découvre, en effet, le grand adducteur d'un lapin qu'on vient de sacrifier, et si, l'aponévrose d'enveloppe étant incisée, l'on enlève avec une pince fine et bien mordante quelques fibres du bord interne du muscle, les faisceaux primitifs étalés sur la lame de verre et examinés dans leur propre plasma (1), semblent absolument dépourvus de membrane extérieure. Le sarcolemme n'apparaît pas distinctement autour d'eux. L'indice de réfraction du sarcolemme et celui de la substance musculaire sont, en effet, sensiblement égaux ; conséquemment la périphérie du faisceau primitif et la membrane qui l'entoure constituent un milieu réfringent que la lumière traverse sans dessiner aucun détail au niveau de leur point d'union.

Pour mettre le sarcolemme en évidence, il faut avoir recours à des artifices de préparation qui constituent à

---

(1) Il est indispensable, lorsque les faisceaux primitifs ont été portés sur la lame de verre et convenablement tendus, de les recouvrir d'une lamelle lutée à la paraffine pour éviter l'évaporation.

l'égard de cette membrane des méthodes d'isolement. La plus ancienne a été indiquée par Schwann. Sur un animal sacrifié depuis quelque temps et chez lequel la rigidité cadavérique s'est produite, on enlève un fragment de muscle volontaire et on le dissocie avec des aiguilles sur la lame de verre. Dans cette opération, le hasard fait que la substance musculaire de quelques faisceaux primitifs se rompt sur certains points, sans que le sarcolemme se déchire; elle se rétracte ensuite au-dessus et au-dessous. On voit alors, entre les deux fragments de substance musculaire rétractée, la gaîne sarcolemmique isolée, transparente, présentant un double contour dont la ligne extérieure est plus marquée que l'intérieure. Cette gaîne est élastique; elle revient sur elle-même, et quand elle a dépassé sa limite inférieure d'élasticité, elle forme des plis surtout marqués au milieu de l'espace laissé libre par la rétraction des deux fragments de substance musculaire. Il arrive parfois aussi que dans le cours de la dissociation, le faisceau musculaire subit une torsion plus ou moins complète sur son axe. Le résultat le plus ordinaire de cette torsion est la rupture de la substance musculaire à son niveau. La gaîne transparente que forme le sarcolemme est alors tordue sur ce point, et les plis qu'elle présente affectent la forme d'un tourbillon.

Il est du reste facile de constater par d'autres méthodes l'existence pure et simple du sarcolemme autour de la substance contractile des faisceaux musculaires primitifs. Si l'on dissocie ces derniers dans les acides dilués tels que l'acide acétique en solution dans l'eau à 1/100 ou l'acide chlorhydrique à 1/1000, la substance musculaire se gonfle et fait hernie comme une sorte de champignon à l'extrémité de fibres rompues. Au niveau de l'union de cette excroissance avec la continuité du faisceau primitif, le sarcolemme se rétracte et forme des plis transversaux comparables à ceux de la manche retroussée d'un vêtement.

Mais, pour bien étudier le sarcolemme, il est préférable de plonger dans l'eau à 55° pendant environ 15 minutes, une grenouille vivante ainsi qu'il a été dit plus haut. Je vous ai montré, Messieurs, que consécutivement à l'action de la chaleur les muscles se contractent brusquement puis restent rigides. En même temps, le tissu conjonctif se ramollit. Outre que la dissociation devient par cela même facile, on peut aisément étudier sur les faisceaux isolés les rapports du sarcolemme avec la substance musculaire, et, comme nous le verrons plus tard, le mode d'union de cette dernière avec les tendons. Si l'on enlève sur le gastro-cnémien de la grenouille, à l'aide de deux coups de ciseaux parallèles, une mince lame de tissu musculaire et si on la dissocie ensuite avec précaution, on constate qu'au voisinage des insertions tendineuses, la substance musculaire s'est détachée du tendon et s'est ensuite rétractée. Le sarcolemme au contraire est resté uni au tendon et se montre sous la forme d'une gaîne cylindroïde, transparente, remplie par un liquide que nous étudierons complétement plus tard et qui n'est autre chose que le plasma musculaire.

Les divers modes de préparation que je viens d'exposer ne permettent pas, de douter de l'existence du sarcolemme. Ils nous apprennent, en outre, que cette membrane est élastique, que les acides faibles ou même concentrés ne la gonflent pas comme le tissu conjonctif intermusculaire, et que, par conséquent, le sarcolemme diffère à certains égards de la substance fondamentale du tissu conjonctif. On pourrait donc supposer avec quelque raison que le sarcolemme est de nature élastique ; mais, pour confirmer ou infirmer cette proposition, il est nécessaire de faire agir sur lui les alcalis concentrés. On sait théoriquement, en effet, que le tissu jaune élastique résiste à l'action de la potasse et de la soude à 40 0/0, tandis que les faisceaux conjonctifs, placés dans les mêmes condi-

tions se dissolvent et se détruisent. Mais, en pratique, ce n'est pas chose facile que de faire agir une solution de potasse sur des faisceaux musculaires de façon à bien savoir l'action que ce réactif exerce sur le sarcolemme en particulier. Je vous ai dit que cette membrane n'apparaît pas bien distinctement autour d'un faisceau pris sur un animal vivant et examiné dans son propre plasma. Elle ne se voit pas davantage quand on a fait agir la potasse même d'une façon prolongée, de telle sorte que cette première expérience ne nous apprend rien. Il faut agir d'une manière détournée pour arriver à la solution de la question.

J'ai, dans ce but, dissocié soigneusement sur une lame de verre une muscle dont les faisceaux primitifs contiennent de nombreux noyaux, un muscle rouge de lapin par exemple. L'isolement effectué aussi convenablement que possible, j'ai ensuite rompu de distance en distance la substance musculaire, plus friable que le sarcolemme, de façon à mettre ce dernier en évidence sur certains points. Pour déterminer cette rupture je me suis servi d'une aiguille courbe dont j'ai appuyé avec une certaine force la convexité sur les faisceaux musculaires, de façon à imprimer sur leur surface des sortes d'encoches. La préparation ayant été recouverte d'une lamelle, sans addition d'aucun liquide, montrait nettement le sarcolemme étendu sous forme de gaînes entre les ruptures, et j'ai pu facilement constater que les images microscopiques n'avaient point sensiblement changé après introduction sous la lamelle, et par capillarité, d'une goutte de solution de potasse à 40 p. 100. (*Fig. 5.*)

On serait d'abord tenté de déduire d'une pareille observation que la potasse à 40 p. 100 n'exerce sur le sarcolemme aucune action dissolvante. L'analyse minutieuse du fait dans ses détails va cependant nous conduire à une conclusion tout opposée, en nous montrant que le sarcolemme, loin de demeurer intact, s'est totalement dissous et a disparu dans la réaction.

Si l'on examine attentivement les préparations, on voit en effet, Messieurs, qu'au niveau des ruptures l'intervalle entre les deux segments musculaires rétractés est comblé par un corps demi-solide, réfringent, semé de granulations plus ou moins nombreuses, et qui n'est que le moule du boyau sarcolemmique dont il reproduit simplement la forme générale. Ce moule est lui-même le simple résultat de la coagulation du plasma musculaire sous l'action de la potasse, et l'on sait que ce plasma s'épanche régulièrement

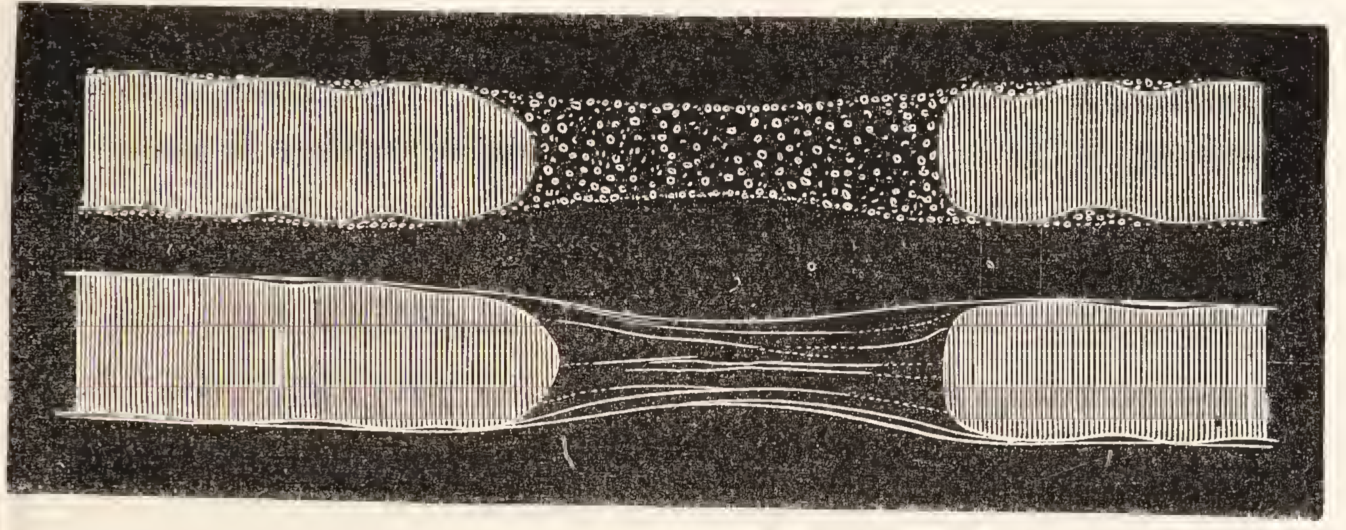


Fig. 5. — Faisceaux primitifs rompus, laissant voir le sarcolemme au niveau de leur rupture. — La figure inférieure montre l'aspect produit par l'action de la potasse.

dans la cavité du sarcolemme toutes les fois qu'un faisceau primitif a été rompu soit dans le muscle vivant, soit dans le muscle mort et même après que s'est produite la rigidité cadavérique. Or, on examinant avec un objectif à grand angle d'ouverture les bords du moule produit par l'action de la potasse, on reconnaît que le double contour indicateur du sarcolemme n'existe plus, et que conséquemment le coagulum n'est nullement recouvert par une membrane. D'un autre côté, les granulations dont il est parsemé se poursuivent jusqu'au bord lui-même, et n'en sont point séparées par une bande claire et régulière, comme il arriverait nécessairement si le sarcolemme était conservé.

La gaîne formée par le sarcolemme n'est pas seulement détruite par la potasse au niveau des ruptures

musculaires, c'est-à-dire sur les points où elle formait des boyaux libres avant l'action de l'alcali. Elle disparaît également à la superficie du faisceau et dans la continuité de ce dernier. Au voisinage des ruptures, et consécutivement à sa rétraction, la substance musculaire devient ondulée, de telle sorte qu'entre les ventres des ondes successives apparaissent des espaces en forme de nacelles, intermédiaires au muscle déprimé et au sarcolemme. Ces espaces sont remplis par le plasma musculaire. Après l'action de la potasse, ce dernier s'est coagulé et paraît semé de granulations qui s'avancent jusqu'au bord rectiligne qui limite le muscle en dehors. A ce niveau encore, le sarcolemme est donc entièrement dissous, nulle part il ne résiste à l'action de la potasse, il ne peut donc être complétement assimilé au tissu jaune élastique sur lequel les alcalis concentrés n'ont aucune action. Nous avons vu qu'il ne peut l'être davantage au tissu conjonctif, détruit rapidement par l'ébullition. Il n'est pas enfin comparable aux membranes cellulaires. Si l'on soumet en effet une grenouille à l'action prolongée de l'eau chauffée à 55°, le sarcolemme finit par se dissoudre. Il l'est même complétement à un moment où les cellules cylindriques à cils vibratiles du pharynx, et notamment leur plateau, ne sont encore nullement attaquées. Cette dernière assimilation du sarcolemme à une membrane de cellule n'apprendrait en outre absolument rien sur sa nature. Actuellement, en effet, les notions que nous possédons sur les membranes cellulaires sont fort incomplètes. L'existence même de ces membranes est discutable et, pour en donner un exemple, il suffira de rappeler que celle qu'on avait considérée longtemps comme la plus évidente, et comme le type de toutes les autres, la *membrane de l'ovule* doit être regardée comme une cuticule qui n'appartient pas à l'œuf lui-même mais bien aux cellules épithéliales du follicule de Graaf.

Nous sommes en conséquence forcés de reconnaître

que, dans l'état actuel de la science la signification morphologique du sarcolemme est difficile à déterminer, que l'on ne connaît pas la véritable nature de cette membrane, et que peut être elle constitue un élément anatomique particulier dont les analogues, s'il existent, nous sont encore complétement inconnus.

II. Noyaux. Si l'on examine un faisceau musculaire primitif du grand adducteur du lapin, vivant dans son propre plasma, et avec un grossissement de 300 ou 400 diamètres, il semble au premier abord dépourvu de noyaux. Dans ces conditions il est nécessaire pour voir apparaître ces derniers, d'employer des lentilles pénétrantes telles que le n° 10 à immersion de Hartnack. On arrive alors à distinguer sur le bord interne du sarcolemme des noyaux plus ou moins distincts, subjacents à cette membrane et qui n'apparaissent avec une certaine netteté que lorsqu'ils sont vus de profil. Les noyaux placés sous le sarcolemme, au centre de l'image microscopique, restent, au contraire, presque invisibles. La raison de cette différence est bien simple, les noyaux musculaires possèdent dans le muscle vivant un indice de réfraction fort peu différent de ceux du sarcolemme et de la substance musculaire. Pour les apercevoir, il faut les observer dans leur plus grande épaisseur c'est-à-dire de profil, condition qui n'est réalisée qu'au niveau des bords de l'image ou les noyaux sont placés de champ, tandis qu'ils sont vus plus ou moins à plat partout ailleurs.

Mais pour bien étudier les noyaux des faisceaux primitifs des muscles volontaires, il est nécessaire d'employer divers réactifs. Les plus simples sont fournis par les agents chimiques qui modifient leur réfringence, ou qui, la respectant, modifient celle de la substance musculaire ou du sarcolemme. C'est par ce mécanisme que les acides faibles font apparaître nettement les noyaux, car ils diminuent la réfringence de la substance musculaire, et quelques-uns

d'entre eux (l'acide acétique en solution un peu concentrée par exemple), exagèrent celle des noyaux. La potasse à 40 p. 100 agit tout différemment, elle démasque les noyaux en quelque sorte, en faisant rétracter la substance musculaire qui les entoure. Les logettes dans lesquelles ils sont plongés s'agrandissant alors considérablement, les noyaux deviennent par suite facilement observables; cependant pour les étudier complétement et en obtenir des préparations persistantes, il est préférable de recourir aux méthodes de coloration.

Si l'on fait agir pendant quelques minutes sur des faisceaux musculaires primitifs convenablement isolés, une solution de picrocarminate d'ammoniaque, et si on les examine dans ce dernier liquide après les avoir recouverts d'une lamelle, on reconnaît qu'une élection s'est produite et que les noyaux sont colorés en rouge. De son côté, la substance musculaire striée a pris une teinte jaune orangée. Il devient dès lors facile d'observer les noyaux, de les compter, et de déterminer leur situation exacte au sein du faisceau primitif. Cette situation varie suivant les espèces animales d'une part ; de l'autre, et chez un même animal, suivant les muscles observés.

Sur un faisceau primitif de l'adducteur du lapin étendu longitudinalement sur la lame de verre, on voit que les noyaux sont placés de distance en distance à la périphérie du faisceau, et qu'ils sont immédiatement subjacents au sarcolemme. Ces noyaux paraissent aplatis et de forme lenticulaire. D'autres noyaux plus gros apparaissent de place en place et semblent moins nettement situés à la périphérie du faisceau. Pour déterminer leur position exacte, il convient de les examiner sur des coupes transversales, c'est-à-dire pratiquées perpendiculairement à l'axe de la fibre. On reconnaît alors que chez les mammifères les noyaux musculaires sont placés pour la plupart sous le sarcolemme, appliqués contre cette membrane et contenus

dans une logette cupuliforme creusée dans la substance musculaire. Cette dernière présente à ce niveau une dépression en encoche, dont la forme détermine celle de la logette des noyaux. Par exception cependant, on trouve quelques noyaux complétement entourés par la substance contractile. Cette disposition rare ne doit point nous étonner, et nous en trouverons la raison dans le chapitre qui sera consacré ultérieurement à l'étude du développement des faisceaux musculaires primitifs.

Contrairement à ce que l'on observe chez les mammifères, les noyaux musculaires des faisceaux primitifs des muscles volontaires de la grenouille occupent pour la plupart l'épaisseur même du faisceau et sont plongés dans la substance contractile. Chez certains insectes du genre des carabiques, régulièrement chez les cicindelles et fréquemment chez les hydrophiles, les noyaux musculaires occupent le centre même du faisceau. Ils sont placés au milieu de la fibre dans une sorte de canal central, entouré d'une zone de substance granuleuse, et sont placés les uns au-dessus des autres, comme les grains successifs d'un chapelet. Nous reviendrons plus tard sur ces dispositions singulières que je me contente, pour le moment, de signaler.

La forme des noyaux musculaires est également variable. Ceux des mammifères ont l'apparence d'une lentille biconvexe très-aplatie, de sorte que, vus de face, ils paraissent ovalaires, et que, vus de profil, ils semblent fusiformes. Ceux des batraciens et notamment des grenouilles, ont une configuration toute différente. Plongés dans la substance musculaire, ils occupent dans l'épaisseur même du faisceau une situation fixe dans l'interstice de portions déterminées de cette substance, que Leydig a depuis longtemps nommées *cylindres primitifs*. Plusieurs cylindres primitifs parallèles et juxtaposés interceptent entre eux des espaces prismatiques à faces curvilignes dont les sections

apparaissent sur les coupes comme autant de figures stellaires. C'est dans ces espaces étroits et parfois linéaires que sont contenus les noyaux ; ils sont aplatis, et les différents reliefs de la substance contractile qui les entoure s'impriment à leur surface sous diverses formes, de telle sorte qu'ils présentent des crêtes d'empreinte. Ces crêtes qui ont été signalées pour la première fois, il y a deux ans, par M. Ed. Weber, présentent une grande analogie avec celles des noyaux des cellules tendineuses ou de l'aponévrose fémorale des grenouilles.

Les noyaux aplatis que je viens de décrire ne sont point entourés d'une masse distincte de protoplasma comme l'avait pensé Max Schultze. L'existence d'une masse protoplasmique distincte autour du noyau situé sous le sarcolemme. dans le faisceau musculaire primitif des Batraciens, est d'ailleurs aujourd'hui devenue contestable. Lorsqu'en effet, on observe ces noyaux à la surface du faisceau primitif, et de face, après avoir fait agir pendant quelques instants un acide faible sur la préparation, ils paraissent contenus dans un espace losangique produit par l'écartement de la substance musculaire à leur niveau, et l'on voit au-dessus et au-dessous de chacun d'eux un fuseau qui paraît rempli par une substance granuleuse. C'est cette substance même que Max Schultze, dans un mémoire célèbre, considéra comme le reste du protoplasma primitif de la cellule musculaire, protoplasma dont la majeure partie se serait transformée pour constituer la substance contractile ; et c'est en partant précisément de cette considération qu'il formula sa définition de la cellule, telle qu'elle est encore admise aujourd'hui par la majorité des histologistes.

Je ne puis vous exposer ici, dans leurs détails, les opinions de Max Schultze, relativement aux éléments cellulaires et à la définition qui leur convient. Mais je dois dire que ses conceptions, appliquées simplement aux noyaux des muscles, ne sont pas corroborées par les faits. Pour

formuler une théorie exacte dans sa généralité, il avait, en effet, primitivement mal choisi son objet d'étude.

Messieurs, je n'insisterai pas pour le moment sur l'existence du protoplasma musculaire, ni sur les rapports qu'il peut affecter, dans le faisceau primitif des muscles volontaires, avec la substance contractile et avec les noyaux. Le rôle du protoplasma ne peut, en effet, être rigoureusement déterminé dans le cas qui nous occupe, que par la comparaison du faisceau primitif en voie de développement avec le faisceau primitif adulte. Pour continuer l'analyse histologique de ce dernier nous commencerons, dans la prochaine leçon, l'étude de la substance musculaire.

SIXIÈME LEÇON.

Sommaire. — Etude de la substance musculaire. — Historique des théories de la contraction musculaire. — Travaux et théorie de Bowman. — Travaux et théorie d'Amici. — Travaux et théorie de Brucke. — Nomenclature des parties constituantes de la substance contractile. — Disque épais ; disques accessoires ; bande claire ; disque mince. — Strie intermédiaire (strie de Hensen). — Théorie de Merkel.

Messieurs,

L'analyse histologique de la substance musculaire, qui va maintenant nous occuper, a été tentée depuis plus de trente ans, et successivement, par un grand nombre d'histologistes. Ils espéraient trouver dans la structure intime de la matière contractile striée le secret de la contraction elle-même. L'observation du faisceau musculaire, faite pendant le repos et pendant l'action, n'a cependant rien appris ; et le nombre énorme de travaux accumulés sur ce point dans la science n'a pu faire avancer de beaucoup la question.

Il me serait cependant difficile d'aborder l'étude histologique de la substance musculaire sans vous avoir fait connaître l'essence même des travaux antérieurs, et sans avoir formulé, puis discuté les théories de la contraction musculaire qui en découlent. J'essaierai ensuite d'établir par des recherches nouvelles, et à l'aide de préparations que je vous soumettrai, quelle est parmi celles existantes la théorie de la contraction qui paraît la plus probable. Si toutes sont renversées par les faits, nous serons en droit de les rejeter

aussi toutes, après les avoir discutées, et d'en chercher une autre préférable.

Historique et théories de la contraction musculaire. — Je ne reviendrai pas ici, Messieurs, sur la découverte de la striation musculaire, sur les travaux tout-à-fait anciens et sur ceux qui n'ont conduit à aucune conception physiologique ayant rapport au mécanisme de la contraction. Avant Bowman on pensait généralement que le faisceau musculaire primitif était composé de fibrilles d'une finesse extrême et striées en travers. Bowman fut le premier amené à une conception toute différente. Il reconnut que sous certaines influences la striation transversale s'exagère dans le faisceau primitif au point que la substance musculaire se trouve en fin de compte décomposée en disques. Rapprochant ce premier fait de la décomposition de la même substance en fibrilles, il conclut que le faisceau musculaire primitif, dans ses parties contractiles, n'est point formé par des fibrilles juxtaposées ni par des disques superposés, mais par des éléments particuliers qu'il appela *sarcous elements* ou éléments musculaires. Dans cet ordre d'idées, la substance musculaire affecterait la forme de prismes séparés les uns des autres, et déterminés dans leur figure par deux systèmes de plans rectangulaires entre eux; l'un de ces plans répondrait à la striation longitudinale, l'autre à la striation transversale du faisceau primitif.

Il est facile d'obtenir la décomposition du faisceau primitif en fibrilles ou en disques à l'aide d'un certain nombre de réactifs histochimiques. L'alcool, les solutions chromiques faibles exagèrent la striation longitudinale. La substance musculaire se résout ensuite en filaments plus ou moins délicats striés transversalement. D'un autre côté les acides faibles, chlorhydrique à 1/1000, acétique à 1/100 et le suc gastrique, déterminent plus ou moins facilement la décomposition en disques. Ce dernier fait est bien connu

des physiologistes qui se sont occupés des digestions artificielles, et il est aisé de le reproduire en plongeant un muscle frais dans le suc gastrique, naturel ou artificiel. Mais la meilleure méthode consiste à soumettre un muscle à l'action prolongée d'un mélange réfrigérant de glace et de sel marin. Au bout de 15 ou 20 minutes le fragment musculaire, contenu dans une cupule de platine et monté sur une longue tige de moelle de sureau, est devenu complétement dur. L'on y peut pratiquer des coupes longitudinales à l'aide d'un rasoir refroidi. Ces coupes sont ensuite portées sur la lame du verre, et dissociées avec des aiguilles dans une goutte de picrocarminate d'ammoniaque. Elles montrent un certain nombre de faisceaux primitifs décomposés en disques placés les uns au-dessus des autres, écartés par l'un de leurs bords, et réunis par l'autre comme un éventail entr'ouvert. Je noterai en dernier lieu que Merkel attribue une action identique à des solutions faibles d'alcool dans l'eau, dont il a négligé de donner la formule exacte.

La théorie de Bowman, qui consiste à admettre que la substance musculaire est formée de prismes élémentaires ou *sarcous elements* a régné longtemps dans la science, même après les travaux d'Amici dont on n'a reconnu l'importance et toute la valeur que dans ces dernières années.

Amici fut en effet, Messieurs, moins un anatomiste de profession qu'un excellent physicien qui construisait et perfectionnait les microscopes, et auquel la science est redevable des premiers objectifs à immersion. A l'exemple de Leuvenhoeck, il choisissait pour essayer ses lentilles des objets de toute nature dont l'étude était difficile et dont certains détails n'avaient pas encore été résolus. Parmi ces objets se trouvaient les faisceaux primitifs des pattes de la mouche domestique. Chargé de faire exécuter pour le musée de Florence des pièces histologiques en cire, Amici y introduisit des modèles de muscles de mouche, et comme

il avait trouvé dans leur striation des détails nouveaux, il publia dans le journal *il Tempo* le résultat de ses recherches. D'après Amici, le faisceau primitif de la patte des mouches est constitué de la façon suivante. La substance musculaire est formée de rangées superposées de bâtonnets et de grains. Les bâtonnets sont longitudinaux, parallèles entre eux et possèdent la même longueur. Ils constituent par leur réunion des bandes transversales séparées par des bandes plus claires qui contiennent des grains rangés en série linéaire transversale. Le sarcolemme qui recouvre la substance musculaire est festonné, adhérent au niveau des grains par les angles rentrants de chacun de ses festons.

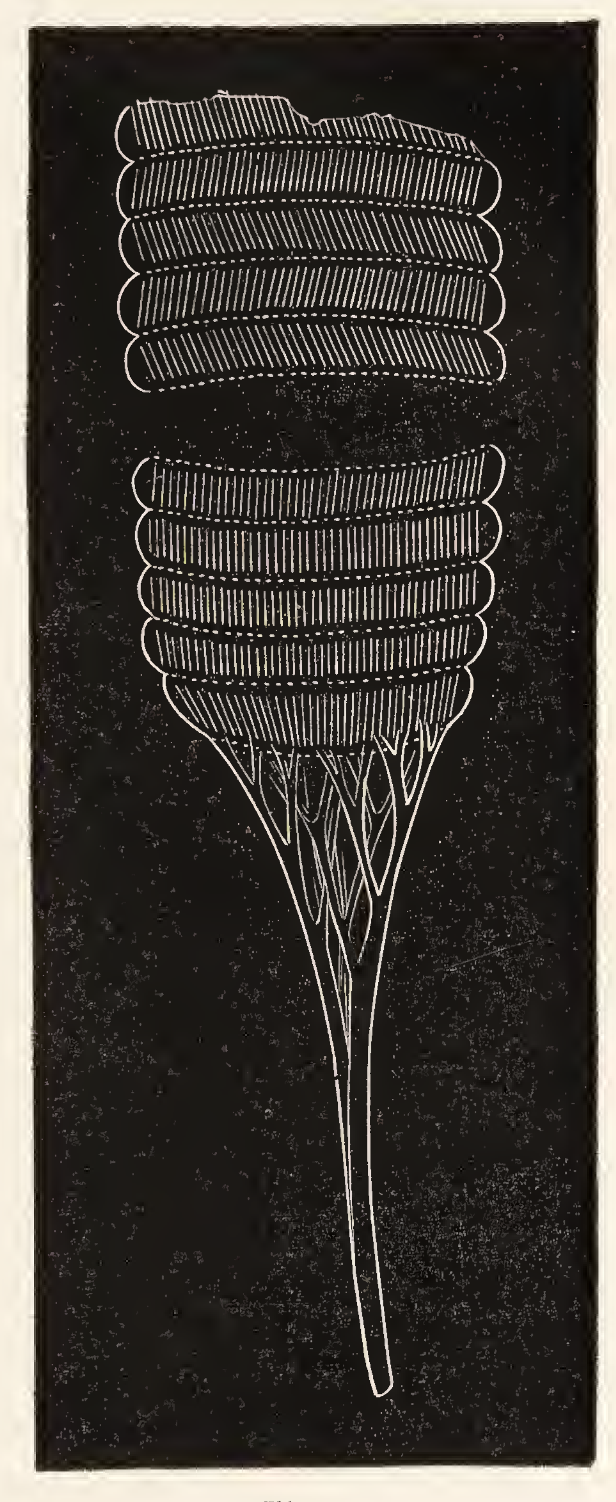


Fig. 6.
Faisceau musculaire de la patte d'une mouche et son tendon d'après Amici. La partie supérieure de la figure montre un faisceau contracté.

Sur ces données Amici proposa la théorie suivante pour expliquer la contraction musculaire. Pendant le repos et dans un même faisceau primitif, tous les bâtonnets sont placés en série rectiligne et donnent par leur ensemble l'image ordinaire de la striation longitudinale. Pendant la contraction ces bâtonnets s'inclinent en zigzag comme le

font les parois d'une lanterne vénitienne quand on la ferme. Le raccourcissement du muscle s'explique dans ce cas tout naturellement. Quant aux séries de grains brillants intermédiaires aux rangées successives de bâtonnets, elles ne subissent, au moment de la contraction, aucune modification appréciable. Elles terminent le faisceau musculaire primitif à ses extrémités, et ce n'est jamais au niveau d'un rang de bâtonnets, mais bien au niveau d'un rang de grains que s'insère sur la fibre le tendon qui lui fait suite (1).

Les observations d'Amici, montrant dans le faisceau musculaire primitif de nouveaux détails de structure, détruisaient complétement la conception de Bowman. Elles sont néanmoins restées peu connues jusqu'à ces dernières années, et la plupart des auteurs qui ont écrit sur la structure du faisceau primitif et sur la contraction musculaire les ont passées sous silence.

Je dois vous entretenir maintenant des recherches de Brücke sur la substance contractile. Examinant un faisceau musculaire primitif à l'aide du microscope à polarisation, il reconnut d'abord que les deux nicols étant croisés (c'est-à-dire le champ du microscope étant obscur) le faisceau primitif tendu sur la lame de verre devient de plus en plus brillant à mesure que son axe de figure vient à former, avec les plans de polarisation, un angle de plus en plus voisin de 45°. Il est donc bi-réfringent ou *anisotrope* dans son ensemble, mais il ne l'est pas dans toutes ses parties.

En effet, sur une fibre musculaire observée dans ces conditions, on reconnaît que la striation transversale est marquée par des bandes brillantes séparées les unes des autres

---

(1) Dans son mémoire Amici ne donne point de détails sur le mode de terminaison du faisceau primitif. C'est par l'inspection seule des figures qu'il a fait dessiner que l'on peut prendre idée de ses conceptions à cet égard.

par des bandes obscures. Ces dernières sont elles-mêmes traversées chacune en leur milieu, par une ligne claire. La large bande brillante correspond ici au rang de bâtonnets d'Amici, la bande brillante linéaire au rang de grains ou strie d'Amici. Nous appellerons désormais ces deux bandes bi-réfringentes *disque épais et disque mince,* et *bandes claires*, les espaces mono-réfringents qui les séparent, qui sont transparents dans le faisceau primitif observé à la lumière ordinaire et qui deviennent obscurs à la lumière polarisée, les deux prismes de nicol étant croisés.

L'étude du muscle à la lumière polarisée a permis à Brücke de constater que le disque mince restant homogène, le disque épais est souvent flanqué, à ses extrémités, de deux petites bandes brillantes accessoires, et qu'il peut même se décomposer en une série de disques juxtaposés dont le nombre varie avec les conditions dans lesquelles s'est produite la mort définitive des faisceaux musculaires. Nous donnerons à l'avenir le nom de *disques accessoires* à ces segments variables du disque épais. Il est en effet nécessaire de posséder une terminologie nette et précise pour discuter avec clarté la structure du muscle et le rôle de ses diverses parties constituantes dans le mécanisme de la contraction. Jusqu'à présent, nous voyons que la striation transversale du faisceau primitif est produite par une succession de bandes, alternativement obscures et claires, qui sont : Le *disque épais* accompagné dans certaines circonstances de *disques accessoires*, la *bande claire* traversée en son milieu par le *disque mince.*

Les portions de la substance musculaire auxquelles nous avons réservé le nom de *disques* étant toujours bi-réfringentes, les espaces appelés *bandes clairès* qui les séparent sont au contraire toujours mono-réfringents.

On sait que Bartholin, qui observa le premier le phénomène de la double réfraction dans les cristaux de spath d'Islande, était arrivé à une conception théorique tout-à-

fait particulière de la structure intime de ce minéral. Il avait supposé que les gros cristaux rhomboédriques de spath sont formés par l'agglomération d'une multitude de rhomboèdres minuscules, tous semblables entre eux et au cristal entier. Il appelait *disdiaclastes* ces petits rhomboèdres qu'il n'avait vus que par la pensée et leur faisait jouer un grand rôle dans sa théorie de la double réfraction. Ce dernier phénomène dépendait exclusivement pour lui d'une orientation particulière des disdiaclastes au sein du cristal. Partant de ces idées, Brücke en déduisit que dans le muscle toutes les parties bi-réfringentes sont formées de disdiaclastes. Pendant le relâchement, ces derniers se présenteraient *de front*, comme une troupe disposée en colonne. Pendant la contraction, ils changeraient de position et se mettraient de file, « absolument comme des soldats exécutant une manœuvre militaire (1). »

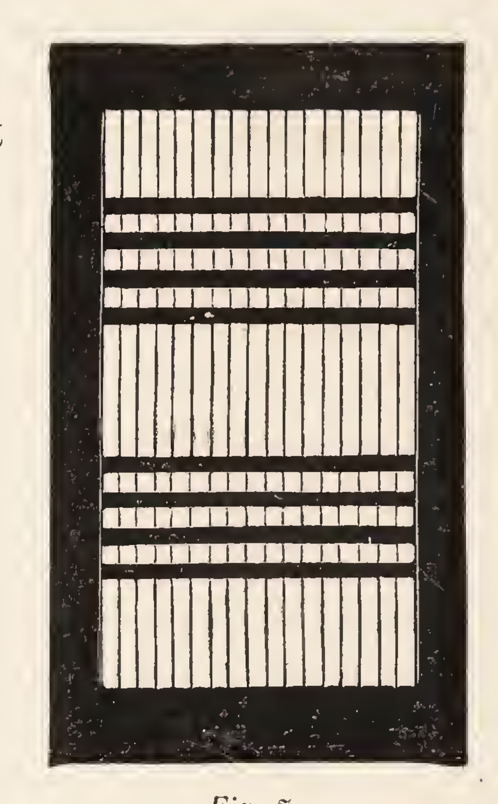


Fig. 7.

Faisceau musculaire des pattes de l'hydrophile observé à la lumière polarisée (d'après Brücke).

J'ai à peine besoin de vous faire remarquer ici, combien une semblable théorie est peu faite pour satisfaire l'esprit. Elle repose en effet sur deux hypothèses : 1° l'existence au sein du muscle de *Disdiaclastes* c'est-à-dire d'êtres insaisissables et purement de raison ; 2° Elle suppose un changement de position de ces disdiaclastes au moment de la contraction. De telle sorte que dans une théorie faite pour élucider ce dernier phénomène, il n'entre que des hypothèses impossibles à vérifier et un seul fait, à savoir le raccourcissement même du muscle qu'il s'agissait d'expliquer.

(1) Ces expressions sont celles dont s'est servi Brücke, nous ne faisons que les reproduire.

J'arrive actuellement, Messieurs, à la discussion d'une théorie de la contraction musculaire, imaginée en 1868 par Krause, et qui est bien différente de celle de Brücke. Cette théorie repose, en effet, sur des bases anatomiques sérieuses, car elle est fondée en grande partie sur les observations d'Amici, c'est-à-dire sur des faits positifs.

Le premier de ces faits est la double striation transversale du muscle, c'est-à-dire l'existence des disques épais et des disques minces, superposés dans l'élément contractile et séparés les uns des autres par des bandes claires. Le second est l'existence même de la fibrille musculaire, que Krause considère comme l'élément contractile proprement dit, et dont il comprend la striation d'une manière particulière. Vous ne tarderez pas à reconnaître que la conception anatomique de Krause est la base même de sa théorie physiologique de la contraction, et que, pour lui, la structure de la fibrille, et par conséquent la *forme* de l'élément contractile, est en corrélation directe avec la *fonction* qu'il exécute.

Cette structure est la suivante : chacune des fibrilles qui forment par leur réunion le faisceau primitif est entourée par une mince enveloppe membraneuse. Cette membrane est elle-même divisée en segments égaux par des cloisons équidistantes, tendues en travers de la fibrille à la manière de diaphragmes d'une grande minceur, et constituées par les disques minces (Grundmembran). De cette disposition résulte l'existence d'une série de *cases* cylindriques, superposées, divisant la fibrille en segments comparables à ceux formés par les nœuds d'un roseau. Ces cases forment la charpente même de l'élément contractile, et l'on en pourrait prendre une bonne idée en superposant en pile un certain nombre de gobelets cylindriques dont le fond représenterait le disque mince, et qui représenteraient eux-mêmes chacun une case musculaire.

Le contenu de chacune de ces cases musculaires serait

constitué, d'après Krause, par deux substances bien distinctes, l'une fluide et peu réfringente, le *liquide musculaire*, l'autre demi-solide, réfractant fortement la lumière, le *prisme musculaire*. Ces deux substances existeraient dans chaque case, l'une à côté de l'autre, réparties à peu près de la même façon que deux liquides, non miscibles l'un à l'autre et contenus dans le même vase. A l'état de repos, le prisme musculaire occuperait la portion centrale de la case, le liquide musculaire ses deux extrémités.

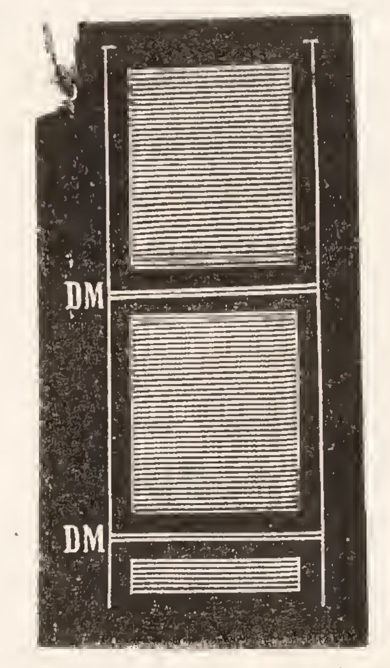


Fig. 8.—Fibrille divisée en cases musculaires. D M, disques minces. (Cette figure répond à l'image du muscle au repos d'après Krause.)

La figure donnée par le muscle au repos, dans cet ordre d'idées, s'expliquerait d'une façon toute naturelle. Les *disques minces* répondraient aux cloisons transversales limitant chaque case, les bandes claires au *liquide musculaire* accumulé aux deux extrémités de la case elle-même, les *disques épais* au *prisme musculaire* occupant sa partie moyenne (*Fig. 8*).

De cette façon durant le relâchement du muscle, et dans chaque case, le *liquide musculaire* serait plus abondant aux deux extrémités du *prisme musculaire* que sur ses côtés. Durant la contraction, ce liquide serait, au contraire, réparti d'une toute autre façon, il se porterait des extrémités du prisme sur ses côtés latéraux, et la case musculaire, prise dans son ensemble, serait de la sorte agrandie transversalement, raccourcie dans sa longueur. Le même phénomène se produisant simultanément dans une série de cases d'un même muscle, le raccourcissement total, égal à la somme des raccourcissements éprouvés par chacune des cases, suivrait naturellement, et la contraction s'expliquerait d'elle-même.

L'image microscopique du muscle contracté s'expliquerait également bien. Vous verrez plus tard, Messieurs, que lorsqu'un muscle se contracte, les disques épais semblent se rapprocher considérablement les uns des autres, et que les bandes claires diminuent au contraire de hauteur. Cette diminution de hauteur de la bande claire s'expliquerait, dans la théorie de Krause, par ce fait que le liquide musculaire quitterait, au moment de la contraction, les extrémités des prismes musculaires pour gagner leurs parties latérales. De cette façon les prismes musculaires consécutifs, dans la fibrille contractée, se rapprocheraient nécessairement, tandis que s'amoindrirait la bande claire, traversée par le disque mince, qui, dans la fibrille au repos, les sépare les uns des autres.

Messieurs, la théorie proposée et soutenue par Krause, est tout entière fondée, ainsi que je vous l'avais annoncé, sur les dispositions anatomiques de la fibrille contractile, c'est-à-dire sur l'existence de la *case musculaire* dans laquelle se passent tous les phénomènes actifs de la contraction. De telle façon que si l'existence de cette case est mise en doute, ou que si même l'observation démontre que sa constitution n'est point absolument telle que l'avait pensé l'auteur de la théorie, cette dernière cesse par le fait même d'être soutenable.

Effectivement, la découverte d'une particularité anatomique nouvelle renversa dans ces derniers temps la conception théorique de Krause, et rendit inadmissible le mécanisme de la contraction musculaire imaginé par lui. Hensen reconnut en effet que la structure de la fibrille était plus complexe que ne l'avaient d'abord pensé *Amici* et *Krause*, et que sous l'influence de certaines conditions, que nous aurons à préciser plus tard, on peut voir le disque épais divisé en deux parties par une *strie*. La constitution de la case musculaire était par le fait même changée, la case se subdivisait en deux demi cases ; l'explication de la con-

traction musculaire n'était plus possible, et il fallait nécessairement trouver une autre théorie, en rapport avec les dispositions anatomiques nouvellement observées. Vous voyez ainsi, Messieurs, qu'à mesure que l'on a découvert de nouveaux détails de structure dans la substance musculaire, les théories de la contraction précédemment proposées sont tombées naturellement d'elles-mêmes, de telle sorte que les progrès seuls de l'anatomie ont démontré leur insuffisance. Dans ce cas donc, en particulier, la connaissance de la forme de l'organe, devenue de plus en plus parfaite, a exercé une influence considérable sur la manière de concevoir le mécanisme de sa fonction. (*Fig. 9.*)

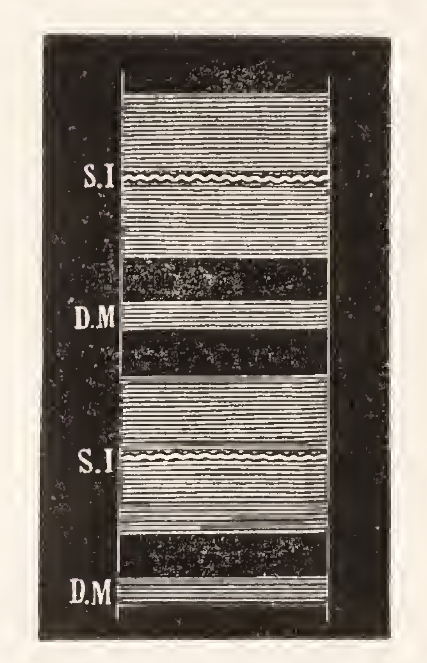


Fig. 9. — Striation du faisceau primitif d'après Hensen. D M, Disque mince. — S I, Strie intermédiaire occupant la partie médiane du disque épais, indiquée schématiquement par une ligne ondulée.

Nous appellerons désormais *strie intermédiaire* la strie découverte par Hensen au sein de la substance du disque épais. Il était important de lui donner sa place dans notre nomenclature, car c'est sur son existence qu'est fondée presque entièrement l'une des théories de la contraction les plus récentes, proposée tout dernièrement par Merkel.

De même que la théorie de Krause reposait sur les détails anatomiques observés dans le muscle par Amici, de même la théorie de Merkel a pour point d'appui principal les recherches de Hensen et l'existence de la strie intermédiaire. Cette théorie admet que les cases musculaires sont closes de toutes parts dans la fibrille, et de plus, divisées en deux parties par une cloison médiane qui est la strie intermédiaire. Cela posé, la contraction s'exécute de la manière suivante, ou plutôt s'accompagne des phénomènes suivants.

1° *Stade de repos.* Considérons un muscle au repos

il présente la striation normale du faisceau musculaire primitif à l'état de moyenne extension, c'est-à-dire qu'on y voit successivement :

demi case musculaire	a. le disque mince b. une bande claire c. un demi disque épais	*case musculaire* ou segment musculaire complet
demi case musculaire	d′ la strie de Hensen c′ un demi disque épais b′ une bande claire a′ le disque mince	

L'état de repos du muscle correspond au *stade de repos* décrit par Merkel et auquel succéderont les deux autres stades, dans lesquels la striation musculaire s'efface d'abord, puis subit une modification particulière appelée improprement *retournement* et qui serait mieux nommée *stade d'inversion de la striation musculaire*.

2° *Stade intermédiaire*. Il correspond au début ou à l'approche de la contraction. La substance anisotrope du disque épais et la substance isotrope des bandes claires semblent se mélanger d'une manière intime, comme par l'effet d'une sorte de diffusion de la substance du disque épais dans toute la demi case musculaire. La fibrille paraît alors homogène, complétement dépourvue de toute striation transversale, et légèrement rétrécie dans sa largeur.

3° *Stade de contraction, de retournement ou d'inversion*. Enfin, dans le troisième stade ou stade actif, la substance contractile des deux demi cases contiguës (séparées par un espace clair, par exemple), s'accumule autour du disque mince ; ce dernier se trouve ainsi masqué plus ou moins complétement. La strie intermédiaire de Hensen est, au contraire, démasquée par l'éloignement en sens inverse des deux portions du disque épais qui, pendant le repos, lui étaient adjacentes. De la sorte le muscle contracté est encore strié en travers par des bandes alternativement som-

bres et claires, mais occupant une situation absolument *inverse* de celle qu'elles avaient dans le muscle en repos. En même temps la fibrille s'élargit par un mécanisme que Merkel n'explique pas, et cet élargissement rendrait compte du raccourcissement du muscle.

Il est facile de reconnaître immédiatement, Messieurs, que la théorie de Merkel ne saurait rendre compte du mécanisme de la contraction par la simple inversion de la striation transversale, et par le transport de la substance anisotrope du disque épais du milieu du segment musculaire à ses extrémités. Mais cette théorie est curieuse à plus d'un titre. Elle est le résultat d'observations faites par l'auteur, et qu'il a réunies moins pour construire un nouveau schème de la contraction, que pour exposer le fait intéressant en lui-même de l'*inversion* de la striation transversale, qu'il avait observée et dont nous aurons bientôt à discuter la réalité. Dans tous les cas, il ne paraît avoir eu d'idée préconçue analogue à celle des physiologistes qui, pour expliquer le raccourcissement du muscle pendant la contraction, lui ont parfois attribué gratuitement une structure en rapport avec le mécanisme qu'ils avaient conçu. Pour prendre un exemple, l'un d'eux, dernièrement encore, décrivait la fibrille musculaire des insectes, comme un filament roulé en spirale, et cette description cadrait merveilleusement avec le mécanisme de la contraction tel qu'il le comprenait, c'est-à-dire analogue à l'action d'un ressort à boudin tendu et revenant sur lui-même. Je ne vous parlerais point de semblables théories, fondées simplement sur des conceptions idéales, si l'enseignement du Collége de France n'était, comme vous le savez, surtout destiné à la discussion des idées scientifiques du moment. Je me contenterais en pareil cas de vous répéter avec Béclard que: « *les torsions*, *les spirales*, *etc.*, *n'ont jamais été vues*, *mais seulement supposées, au profit de certaines théories sur l'action musculaire.* » Nous abandonnerons donc dès à présent

le terrain des hypothèses et des théories, pour étudier, dans la prochaine leçon, les caractères histologiques proprement dits de la substance contractile des muscles volontaires.

SEPTIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — Etude de la substance musculaire. — Striation des faisceaux musculaires primitifs chez le lapin. — Muscle tendu. — Muscle revenu sur lui-même. — Muscle en rigidité cadavérique. — Détails de technique. — Striation des faisceaux primitifs des muscles moteurs de l'aile des insectes. — Objet d'études : Hydrophile, Xylocope, fibrilles de l'aile des insectes ; elles se divisent en fibrilles secondaires. — Divers aspects de la striation transversale sur les muscles frais de l'aile des insectes. — Ces divers aspects peuvent être ramenés à des types uniques, ils dépendent absolument du degré de tension. — Explication des divers aspects de la striation musculaire dans les muscles moteurs de l'aile de l'hydrophile.

Messieurs,

Nous venons de passer en revue les diverses théories que l'on a proposées pour expliquer la contraction musculaire. Vous les avez vues se succéder, et varier à mesure que les progrès de l'histologie révélaient des détails nouveaux dans la structure intime de la substance propre des muscles, c'est-à-dire dans l'organe même de leur contraction. Mais vous avez déjà sans doute remarqué que ces théories, imaginées toutes dans le but de faire cadrer les phénomènes physiologiques connus avec des dispositions anatomiques également connues, ne s'appliquent en fin de compte qu'aux muscles striés, et ne prétendent expliquer qu'un cas tout-à-fait particulier, le *mode brusque*, de la contraction. La substance contractile du corps des amibes, du protoplasma des cellules lymphatiques, et des fibres musculaires lisses, échappent absolument aux théories précitées. Un premier point acquis est donc que ces dernières

ne sauraient être admises dans leur généralité puisqu'elles ne sont pas applicables à l'ensemble des faits connus.

Il serait, en effet, presque puéril d'insister sur ce fait que la théorie de Krause, par exemple, est absolument renversée par cette simple notion, que la fibre musculaire lisse est contractile. Si des éléments anatomiques dans lesquels la case musculaire n'existe pas sont aptes à se contracter, c'est évidemment que cette case elle-même n'est point l'organe essentiel de la contraction. Chemin faisant, et en poursuivant l'analyse que nous avons commencée, nous trouverons, en dehors de ces faits fondamentaux, des faits de détail qui renverseront les théories ; nous les discuterons avec soin, et ils nous serviront plus tard à édifier sur des bases solides une théorie nouvelle de la contraction musculaire.

Pour étudier la substance contractile des muscles striés des animaux supérieurs, il convient de suivre certains procédés techniques qui favorisent l'observation en la rendant plus rigoureuse ou plus facile. En premier lieu le muscle doit être étudié vivant, et observé dans son propre plasma. Les muscles blancs du lapin, et notamment le bord interne du grand adducteur de la cuisse, constituent l'un des objets d'étude les plus favorables. A ce niveau les faisceaux primitifs forment un plan musculaire très-mince en restant tous parallèles entre eux. On peut donc facilement les étudier : (A) à l'état de tension parfaite ; (B) à l'état de relâchement ; (C) lorsqu'ils ont été envahis par la rigidité cadavérique.

A. *Etude de la substance musculaire des faisceaux primitifs en état de tension.* Sur un lapin vivant ou que l'on vient de sacrifier par la section du bulbe, on enlève sur une certaine longueur, et à l'aide d'une pince et de ciseaux, quelques faisceaux primitifs pris sur le bord interne de l'adducteur, puis on les porte sur la lame de verre. Rapidement tendus avec des aiguilles, de façon à ce que leur tension soit un peu supérieure à celle qu'ils auraient dans

le muscle entier à l'état complet de relâchement, ils sont ensuite recouverts d'une lamelle de verre, sans addition d'aucun liquide, et la préparation est enfin bordée avec de la parafine pour éviter l'évaporation.

Messieurs, de pareils faisceaux musculaires primitifs sont parfaitement vivants, et leur constitution histologique ne saurait notablement différer de celle que possèdent les faisceaux musculaires restés adhérents au corps du muscle. Ils sont simplement séparés et refroidis. Si, en effet, nous enlevions la lamelle de verre qui les couvre et si nous les ramenions artificiellement à la température du corps de l'animal, ils redeviendraient contractiles. Il suit de là que les résultats de notre observation seront applicables aux muscles striés du lapin, vivants, et considérés dans un état de moyenne extension.

Examinons maintenant, à l'aide d'un objectif à grand

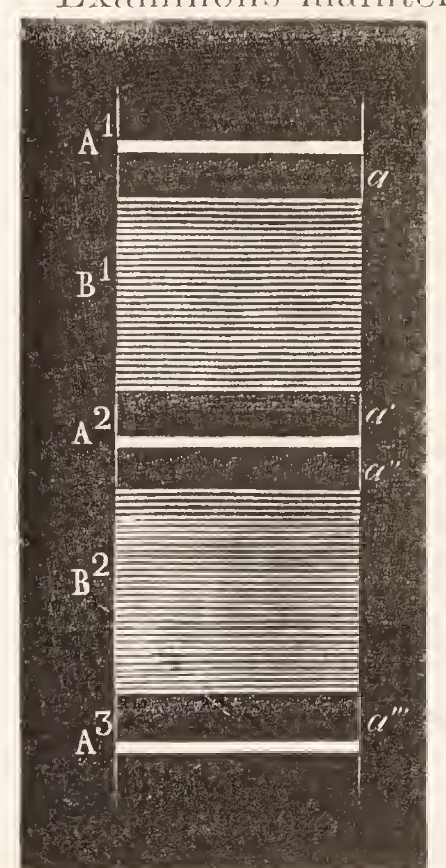


Fig. 10.

1. A^1. Disque mince.
   a Bande claire.
   B^1. Disque épais.
   a' Bande claire.

2. A^2. Disque mince.
   a'' Bande claire.
   B^2. Disque épais.
   a''' Bande claire.
   A^3. Disque mince, etc.

angle d'ouverture, un faisceau primitif pris sur le bord de la préparation, c'est-à-dire isolé sur l'une de ses faces, nous verrons la striation transversale d'une manière extrêmement nette, et la succession des disques obscurs et des bandes claires se fera dans l'ordre suivant :

Sur une pareille préparation les détails de la striation musculaire sont d'une observation facile. Les disques épais notamment se distinguent très-nettement des disques minces par leur réfringence spéciale et leurs dimensions plus grandes.

B. *Etude de la substance musculaire des faisceaux primitifs à l'état de relâchement.* Mais si nous laissons maintenant les faisceaux musculaires primitifs tendus revenir sur eux-mêmes, et si nous les observons dans l'état de relâchement, nous ne verrons plus ces détails. Toute distinction entre les disques épais et les disques minces sera devenue impossible, et le faisceau musculaire primitif paraîtra simplement strié en travers par des bandes alternativement obscures et claires, très-rapprochées les unes des autres et ressemblant à de fines hachures serrées et parallèles. Une pareille image répond à la striation élémentaire du muscle telle qu'elle était connue des Anciens, avant les travaux d'Amici et de Krause. On peut également constater que, comparé à celui de la fibre tendue, le diamètre transversal de la fibre relâchée s'est légèrement agrandi, en même temps que la longueur totale du faisceau s'est amoindrie.

Il ne s'agit ici, vous le concevez, nullement d'un phénomène comparable au phénomène actif de la contraction, mais bien d'un relâchement passif du faisceau musculaire, qui revient sur lui-même comme le ferait toute substance élastique préalablement tendue, et qu'on laisserait ensuite obéir à son élasticité naturelle.

Je dois maintenant vous indiquer, Messieurs, avant d'aller plus loin, quelques précautions nécessaires à prendre en observant les muscles vivants dans leur propre plasma. Les faisceaux primitifs affectent en effet la forme de prismes allongés dont la section présente un diamètre qui varie entre 60 et 80 millièmes de millimètre de diamètre. D'un autre côté, la striation transversale du muscle se poursuit dans toute

son épaisseur. Il résulte de là qu'en élevant ou en abaissant l'objectif à l'aide duquel on observe, on obtient des images nettes successives ou superposées répondant chacune à un point particulier de l'épaisseur du faisceau. Chacune de ces images représente ce que l'on appelle la coupe optique de l'objet pour une position déterminée de l'objectif ; et, si l'on met ce dernier au point dans l'épaisseur du muscle, l'image que l'on obtient est trompeuse, car elle est compliquée par les images diffuses des portions de la substance musculaire voisines qui ne sont pas placées exactement au point.

Seule, la coupe optique de la surface du faisceau donne une image nette, mais cette image serait naturellement très-étroite et même linéaire, si la lamelle à recouvrir ne déprimait par son poids le faisceau primitif, et ne transformait sa surface courbe en une surface plane, présentant une aire suffisante pour les besoins de l'observation. On devra donc mettre toujours l'objectif au point à la surface du faisceau en l'abaissant graduellement, et avec précaution, car, pour l'étude de la substance musculaire, il est nécessaire d'employer des objectifs à grand angle d'ouverture, dont le foyer est conséquemment assez court. L'image nette obtenue montre les détails de la striation. Si l'on éloigne ensuite la lentille, les disques épais et les disques minces deviennent brillants, les bandes claires obscures. Un phénomène inverse se produit quand on la rapproche ; les disques épais et minces redeviennent obscurs et les bandes qui les séparent redeviennent claires. De là nécessité, dans la description, de supposer toujours la striation musculaire observée à l'aide de lentilles mises au point à la surface même du faisceau, si l'on veut bien s'entendre, et éviter les confusions qu'entraînerait inévitablement le mépris de cette règle.

C. *Les muscles examinés pendant la rigidité cadavérique* ne diffèrent pas sensiblement, au point de vue de

leur striation, des muscles observés à l'état de moyenne extension ; c'est-à-dire qu'on y observe successivement le disque épais, une bande claire traversée en son milieu par le disque mince, un second disque épais, une bande claire, etc.

Messieurs, les préparations faites à l'aide de muscles vivants, conservés dans leur propre plasma, ne tardent pas à s'altérer et à se détruire. Pour obtenir des préparations persistantes montrant la striation des muscles volontaires, il est nécessaire d'avoir recours aux méthodes microchimiques. Dans le cas particulier qui nous occupe, ces méthodes ont un double objet : 1° Fixer la substance contractile dans sa forme ; 2° conserver le muscle ainsi fixé.

Les réactifs qui conviennent le mieux pour fixer dans sa forme la substance musculaire des muscles du lapin sont l'alcool fort, à 36° de Cartier par exemple, ou l'acide osmique à 1 p. 100. Un fragment de muscle étant enlevé avec la pince, sur le bord interne de l'adducteur ou sur tout autre point où les faisceaux sont parallèles, on le tend sur une allumette et l'on y fixe ses deux chefs au moyen de deux ligatures circulaires. Il est ensuite plongé dans l'un ou l'autre réactif. Au bout de 24 heures, ce même fragment est enlevé, lavé, dissocié avec des aiguilles, puis monté dans la glycérine ou dans le baume du Canada. Si le muscle a été recueilli sur un animal mort et en rigidité cadavérique, ou si l'on veut l'examiner à l'état de rétraction, il est inutile de le tendre, et dans ce cas, on l'immerge simplement dans le réactif coagulant.

De pareilles préparations ont l'avantage de se conserver indéfiniment, et, quand on a fixé le muscle dans sa forme par l'acide osmique, on obtient d'excellentes images de la striation musculaire. Mais en ce qui regarde les détails très-délicats de cette dernière, ils fournissent de médiocres objets d'étude. Les faisceaux musculaires du lapin et des

autres vertébrés supérieurs sont en effet très-épais, la lumière, en les traversant, produit des phénomènes de diffraction préjudiciables à la netteté des images; enfin, chez le lapin en particulier, les stries transversales sont tellement rapprochées qu'il est nécessaire de les observer à l'aide des plus puissants objectifs à immersion, en perdant beaucoup de lumière ; c'est pourquoi les histologistes ont presque tous choisi comme objet d'étude les muscles des articulés, et spécialement les muscles moteurs des ailes des insectes, qui présentent des dispositions tout particulièrement favorables à l'étude de la substance contractile striée.

Les muscles des crustacés, de l'écrevisse fluviatile, des homards et des langoustes sont des objets très-favorables. Il est néanmoins préférable d'employer ceux d'un insecte fort commun, que l'on peut conserver en toute saison dans les laboratoires, et qui présente cet avantage que la plupart des anatomistes s'en sont servis pour leurs recherches. Je veux parler de l'hydrophile (*hydrophilus piceus*). Dans des questions controversées, il est en effet avantageux d'étudier un même tissu chez un même animal ; sous peine de n'avoir point d'observations comparables.

Les muscles striés de l'hydrophile sont de deux ordres. Les uns, formant la masse musculaire principale du thorax, sont les moteurs des ailes et se reconnaissent facilement à leur couleur d'un gris-jaunâtre, et à leur manque de transparence. Ces muscles forment deux masses symétriques de fibres opaques, comme infiltrées de graisse, qui s'insèrent d'une part à la carapace, de l'autre à l'aile membraneuse, par des tendons très-courts. Leur nature musculaire a même été discutée, car ils répondent difficilement aux excitatione électriques fournies par les courants interrompus. J'ai cependant réussi, pour ma part, à les faire contracter par des courants un peu forts, et j'ai produit de la sorte des mouvements évidents de l'aile membraneuse à

laquelle ils sont insérés. Cette contraction se produit du reste spontanément, et sous le microscope, dans les muscles analogues du thorax de la mouche domestique. Il est donc hors de doute, en l'état actuel de la science, qu'ils jouissent du principal attribut de la substance musculaire, c'est-à-dire de la contractilité.

Les muscles des membres de tous les insectes, c'est-à-dire ceux des pattes, ont un tout autre aspect que les muscles précités. Ils sont translucides, d'aspect sarcomateux, humides et gélatineux quand on les extrait de leur enveloppe chitineuse.

Si l'on cherche à les dissocier avec des aiguilles, ils se divisent en filaments épais qui sont des faisceaux primitifs, et diffèrent grandement en cela des muscles moteurs des ailes.

Si l'on enlève à l'aide de ciseaux les élytres de l'hydrophile, et si l'on ouvre la carapace qui forme l'enveloppe de son thorax, on tombe sur la masse opaque et jaunâtre des muscles moteurs des ailes. Si maintenant on excise un fragment de cette masse, et si on l'agite dans une goutte d'eau, il se divise avec la plus grande facilité en une foule de filaments.

Avec un grossissement de 100 diamètres, on reconnaît que chacun d'eux répond à un faisceau de fibrilles très-ténues, réunies entre elles par les ramifications d'une trachée qui se divise et se subdivise autour du faisceau lui-même en l'enserrant dans une sorte de réseau formé par les divisions dichotomiques du tube aérien.

Lorsqu'à l'aide d'un grossissement de 150 à 200 diamètres, on observe la striation musculaire d'un pareil faisceau primitif, on remarque que la striation longitudinale est apparente, mais que la striation transversale est au contraire obscurcie par une quantité considérable de granulations réfringentes qui présentent la plupart des caractères optiques des granulations graisseuses. La striation transversale

n'est donc nullement évidente sur le faisceau primitif des muscles moteurs de l'aile de l'hydrophile ; pour l'étudier avec fruit il convient de dissocier le faisceau. Cette opération qui serait très-laborieuse sur les muscles du lapin ou même sur les muscles des pattes des insectes, s'effectue ici avec une extrême facilité. Le faisceau dans son entier n'est en

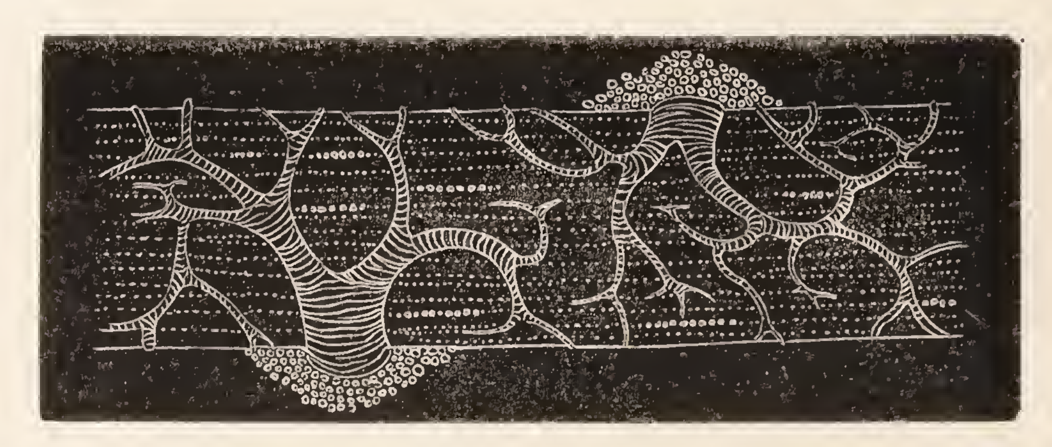


Fig. 11. — Faisceau primitif des muscles moteurs de l'aile de l'hydrophile entouré par les trachées.

effet formé que par la *juxtaposition* de filaments très-fins de substance musculaire, plongés dans une masse de granulations réfringentes comblant les interstices qu'ils laissent entre eux. Ces filaments ne sont en outre maintenus unis que par les trachées, qui les rassemblent comme des liens circulaires réunissent en un faisceau unique les fils juxtaposés d'un écheveau.

On dissocie les filaments précités très-facilement, à l'aide des aiguilles, soit dans l'eau, soit dans le picro-carminate, et l'on isole ainsi ce que la plupart des histologistes nomment les *fibrilles élémentaires* des muscles moteurs das ailes. On est même parti du fait de cette divisibilité du faisceau en fibrilles pour conclure à l'existence de ces dernières dans le faisceau primitif des muscles des animaux supérieurs. Il est cependant facile de reconnaître que les fibrilles de l'hydrophile et des autres insectes ne sont pas chez ces animaux le dernier terme de la division de la substance musculaire, qu'elles sont elles-mêmes composées, et ne représentent partant point de véritables *unités histologiques*.

Pour le démontrer, après avoir enlevé l'élytre, récliné l'aile membraneuse, et incisé la carapace à l'aide de ciseaux, il suffit de plonger l'animal entier ou son thorax dans quelques centimètres cubes d'alcool dilué au tiers. Au bout de



Fig. 12. — Division des fibrilles des muscles moteurs de l'aile du xylocope.

24 heures on détache un fragment du muscle, on le dissocie dans une goutte de picro-carminate et on l'examine ensuite dans la glycérine. Les fibrilles présentent alors une striation transversale simple. (Résultat dû à la méthode employée, et que nous expliquerons plus loin). Chaque fibrille offre un diamètre transversal uniforme, mais sur certains points l'on voit s'en détacher une fibrille beaucoup plus mince triée régulièrement comme celle qui lui a donné naissance, et qui va rejoindre une fibrille voisine à laquelle elle s'accole, et avec laquelle elle se confond ensuite. Ces fibrilles secondaires, d'une finesse extrême, ont un diamètre souvent dix fois moindre que les fibrilles ordinaires, qu'elles réunissent parfois deux à deux ou trois à trois en formant une sorte de réseau. M. J. Renaut a démontré que cette disposition est surtout manifeste chez le xylocope, hyménoptère commun dans les jardins et qui constitue à ce sujet le meilleur objet d'étude.

Cette division de la fibrille constitue, on le comprend facilement, une objection capitale contre la théorie de Krause.

Que devient en effet la notion de la case musculaire du moment où il est évident que, dans une même fibrille, cette case peut et doit se décomposer en une série d'autres plus petites, dont les dimensions atteignent à peine 1/5 de millième de millimètre ?

Il faudrait, en effet, pour maintenir la théorie, reculer sans cesse, et admettre que la case musculaire n'existe que dans la *fibricule*, c'est-à-dire peut devenir plus petite que toute quantité donnée, car nous ignorons en réalité le point où la substance contractile cesse d'être divisible ou clivable dans le sens longitudinal.

Je ne pense pas, Messieurs, qu'il soit nécessaire de reporter si loin l'idée théorique de Krause ; et je puis vous annoncer que nous trouverons plus loin, en étudiant la structure intime du faisceau musculaire primitif, une explication beaucoup plus simple du rôle dévolu aux filaments improprement appelés fibrilles.

Quoi qu'il en soit, ce filament, ou cette fibrille, est constitué par un cylindre très-mince de substance musculaire, mesurant dans sa largeur de 1 à 2, 5 millièmes de millimètre, et présentant dans sa structure les particularités suivantes.

Prenons un faisceau primitif vivant, garni de ses trachées, et dissocions-le soit dans son propre plasma, qui s'écoule lors de l'ouverture du corps de l'animal, soit dans le blanc d'œuf, qui, comme l'a montré le premier Merkel, permet aux éléments musculaires délicats de continuer à vivre et à se contracter, soit enfin dans une goutte de picro-carminate d'ammoniaque qui colore activement les disques épais et les disques minces. Quel qu'ait été le mode de préparation, nous trouverons dans des fibrilles voisines, et parfois dans une même fibrille, les plus grandes différences quant au mode de striation. Les variétés sont même si nombreuses, que l'on pourrait dire que la striation transversale ne suit aucune règle et que toutes les fibrilles sont dissemblables. Il

est possible cependant de ramener, je crois, ces variétés aux six formes principales suivantes :

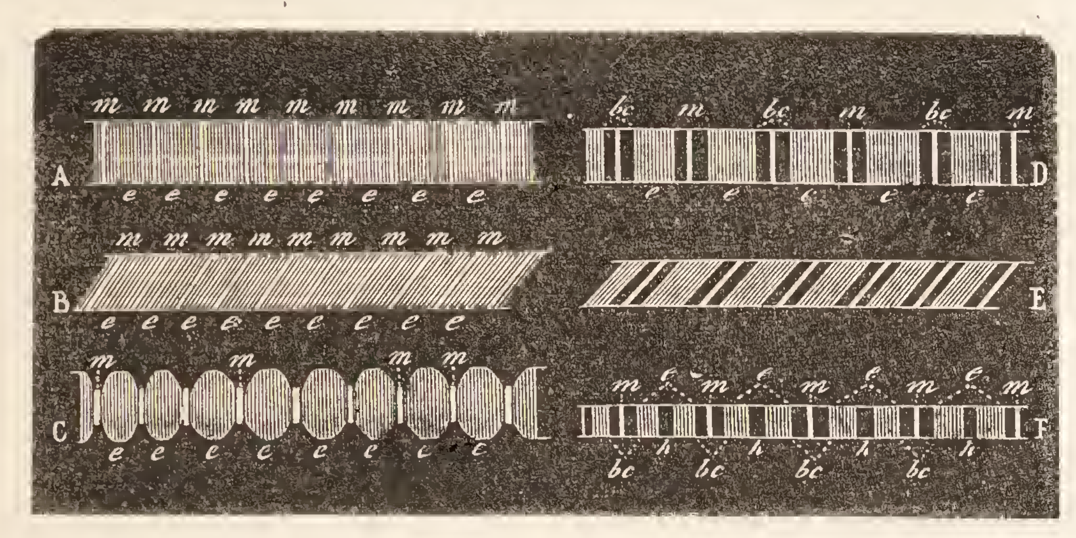


Fig. 13. — Divers aspects fournis par la fibrille des muscles de l'aile de l'hydrophile à différents degrés de tension, mm. disques minces; ee, disques épais ; bc, bc, bandes claires ; hh, bandes claires de Hensen.

A. Dans une première forme et au premier abord, la substance musculaire semble homogène, mais quand on abaisse l'objectif on reconnaît qu'elle est striée transversalement par des lignes noires équidistantes, que nous reconnaîtrons plus loin pour être les disques minces.

B. Dans une seconde, la striation est également simple, mais les stries sont plus ou moins inclinées sur l'axe de la fibrille.

C. Dans une troisième, un peu plus rare que les deux premières, la fibrille semble formée de grains séparés les uns des autres par des lignes droites, perpendiculaires à l'axe de ces fibrilles. Quand on éloigne l'objectif, ces grains deviennent brillants et les lignes qui les séparent prennent une teinte foncée intense. Les phénomènes inverses se produisent quand on rapproche la lentille.

D. La quatrième variété s'observe sur des fibrilles bien tendues : la striation est alors constituée par la succession régulière des disques épais et des espaces clairs traversés par des disques minces. Lorsque cette striation est formée par des lignes obliques par rapport à l'axe de la

fibrille, on obtient la cinquième variété (E), peu différente de la première.

F. Enfin, sur des fibrilles exactement tendues on voit une striation nette et régulière constituée par la succession.

m. Du disque mince.

b. c. D'une bande claire.

e. Du demi-disque épais.

h. D'une bande claire occupant la place et formant en réalité la strie de Hensen.

e. D'un demi-disque épais.

b. c. D'une bande claire.

m. Du disque mince, etc.

Ce qui revient à dire qu'on observe sur ces fibrilles exactement tendues la striation *complète* et *régulière* de la substance contractile du muscle strié. Je dois vous faire remarquer ici, Messieurs, que sur de pareilles préparations la strie de Hensen, qui divise transversalement le disque épais, *n'est rien qu'une bande claire*, analogue à celle qui sépare deux disques épais successifs et qui est traversée par le disque mince. Comme cette dernière, elle devient obscure quand on éloigne l'objectif, brillante quand on le met exactement au point à la surface de la fibrille. Elle ne peut donc en aucune façon être considérée comme une cloison, analogue au disque mince ainsi que l'avait pensé Merkel, et, morphologiquement, elle doit être considérée comme un espace clair qui divise le disque épais en deux parties symétriques.

Il semblerait au premier abord naturel de conclure de l'observation qui précède, que, dans un même faisceau musculaire de l'hydrophile, il existe des fibrilles de toute forme, présentant au point de vue de la striation en travers des variations innombrables, car nous avons négligé dans la description les variétés intermédiaires. Une pareille manière de voir serait cependant erronée, car il est facile de montrer que les différents aspects que nous venons

de décrire se sont produits sous l'influence de conditions toutes mécaniques et qu'ils résultent simplement du mode même de préparation.

J'enlève l'élytre d'une hydrophile. Je rabats l'aile membraneuse comme je l'ai déjà dit plus haut. Puis, à l'aide de quatre coups de ciseaux je circonscris une portion de la carapace et je la soulève ensuite avec les pinces. Un certain nombre de faisceaux musculaires, insérés à cette pièce isolée du squelette, sont soulevés avec elle et conséquemment tendus. Je puis porter cette extension à un degré quelconque si l'hydrophile a été préalablement fixé avec des aiguilles sur une lame de liége. Si maintenant je laisse tomber sur les faisceaux tendus quelques gouttes d'acide osmique à deux pour cent, ils deviennent instantanément rigides et sont désormais fixés dans leur forme. Je puis ensuite les enlever avec le fragment auquel ils adhèrent sans crainte de les voir se rétracter. Ils se rompent au point où l'imprégnation par l'osmium a cessé d'agir, et, dissociés convenablement, ils montrent des fibrilles présentant toutes un mode de striation identique.

Les différences résultent simplement des différents degrés de tension exercée sur les faisceaux musculaires. — A une tension modérée répond le quatrième mode de striation, à une forte tension le sixième mode, caractérisé par la présence de la strie ou bande claire de Hensen au milieu du disque épais. Quant aux autres formes, elles s'expliquent plus ou moins facilement. La première (A) semble due à ce que, la fibrille étant revenue sur elle-même, les espaces clairs ont disparu, phénomène important qui peut, jusqu'à un certain point permettre, de prévoir le rôle qu'ils joueront dans la contraction. Quant à la strie transversale mince qui traverse la fibrille et qui devient brillante quand on éloigne l'objectif, elle n'est autre que le disque mince, qui constitue la partie la plus réfringente de la substance musculaire, et qui, dans cet état, se différencie complète-

ment du disque épais par ses caractères optiques. En effet, la bande claire qui sépare les deux disques dans la fibre tendue a disparu complétement, leurs deux substances sont juxtaposées, et l'on voit facilement alors par leur contraste immédiat à quel point elles sont différentes.

La troisième forme de striation (C), celle qui donne à la fibrille un aspect moniliforme, s'explique avec une égale facilité. Elle est produite par la rétraction complète de la substance musculaire ; les grains sont formés alors par les disques épais qui se sont pour ainsi dire tassés, et qui paraissent brillants parce qu'en se tassant ils sont devenus convexes. On voit entre eux les disques minces, ainsi que l'avait dit déjà depuis longtemps Amici, comme au fond d'une cavité, car ils répondent aux portions étranglées de la fibrille, qui se succèdent à intervalles égaux et que dépassent les saillies des disques épais.

Un fait qui prouve d'ailleurs que le mode de striation que nous venons de décrire est bien produit par la rétraction de la substance musculaire, c'est qu'on l'observe à l'extrémité de fibrilles tendues, qui sur un certain parcours sont régulièrement striées comme dans la figure F, puis

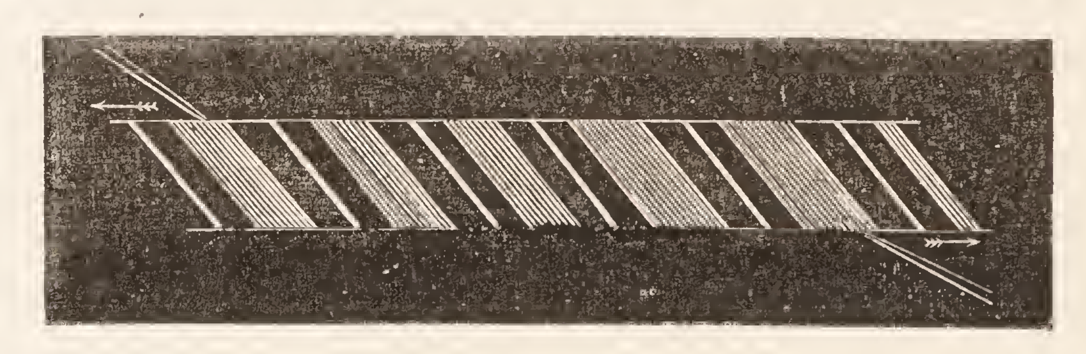


Fig. 14.

prennent à mesure que leur tension est moins parfaite les aspects figurés en D, puis en A, puis en C, successivement et par degrés.

Quant aux divers modes de striation oblique figurés en B et en E, ils simulent parfois grossièrement une hélice et ont principalement servi à établir la théorie singulière

qui assimile la contraction musculaire à l'action d'un ressort à boudin. Ils résultent évidemment de ce que la fibrille, pendant la dissociation, a été tirée par les aiguilles agissant en sens inverse sur ses deux extrémités, la pointe étant placée sur les deux bords opposés. La figure suivante explique naturellement, par la direction même des flèches indiquant celles des tractions et le point d'application des forces, comment la striation, de transversale qu'elle était, est devenue oblique.

En aucun cas du reste la striation oblique ne présente l'aspect exact que prendrait l'image d'une hélice ; les objets observés au microscope, vous le savez, Messieurs, sont en effet vus en projection. Or, la projection d'une hélice ne saurait être que la figure suivante :

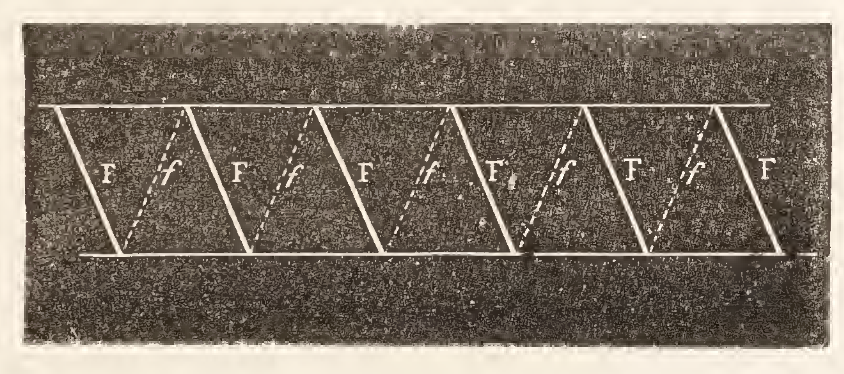


Fig. 15.

Et jamais, dans la bande claire, la projection de la partie du fil spirale représentée par le pointillé (*f*), n'a pu être reconnue, l'on ne saurait arguer qu'elle est cachée par l'épaisseur de la substance musculaire, puisque nous savons que cette dernière est absolument transparente. Ici donc, comme dans la dernière leçon, je renonce à discuter davantage cette théorie à laquelle personne, à juste titre, ne croit plus, même et surtout en France où elle avait pris naissance.

HUITIÈME LEÇON.

Sommaire. — Action des matières colorantes sur la substance striée des muscles moteurs des ailes des insectes ; action du carmin, de l'hématoxyline : détails de technique. — Striation des muscles des pattes ; étude de ces muscles vivant dans leur propre plasma et dans l'albumine de l'œuf. — Ondes musculaires spontanées ; modifications des disques épais, des disques minces, des bandes claires. Le phénomène de l'*Inversion* de la striation n'existe pas dans l'onde de contraction. — Fixation des ondes au passage par l'action des réactifs excitants et coagulants. — Ondes totales, ondes latérales. — Action des matières colorantes sur la substance contractile des muscles moteurs des pattes. (*10 février 1876.*)

Messieurs,

Nous avons commencé dans la dernière leçon l'étude histologique de la substance striée des muscles volontaires. Cette étude est longue et difficile et nous devons la compléter. Vous n'ignorez pas quelle importance ont prise, dans ces dernières années, les réactifs histo-chimiques, et notamment les matières colorantes. Ces dernières constituent actuellement l'un des principaux instruments de nos méthodes d'observation. Les propriétés électives du carmin, du picro-carminate d'ammoniaque, de l'hématoxyline et de quelques autres substances tinctoriales, peuvent être, en effet, appliquées à un double objet. Leur emploi facilite l'examen immédiat des tissus, par la méthode extemporanée; il est presque indispensable à la confection des préparations persistantes, qui restent sans cesse sous la main de l'anatomiste, qui sont la preuve de la sincérité

de ses études, et qu'il invoque, à chaque instant, comme des témoins.

Les méthodes de coloration ont été appliquées avec avantage à l'étude de la substance contractile des muscles moteurs des ailes des insectes. J'ai, depuis longtemps, moi-même montré, qu'un de ces muscles, dissocié dans une goutte de picro-carminate d'ammoniaque et monté ensuite dans la glycérine, constitue l'un des meilleurs objets qu'on puisse obtenir pour l'étude de la striation transversale. Les disques épais sont, en effet, colorés en rouge, les disques minces en rouge moins foncé, tandis que les bandes claires sont simplement teintes en jaune pâle sous l'influence de l'acide picrique.

La coloration par l'hématoxyline conduit à des résultats analogues, mais le maniement de ce réactif est relativement difficile ; je dois en conséquence vous indiquer d'abord, avec quelques détails, la manière dont il convient de l'employer. Sur un hydrophile vivant, on enlève, à l'aide de la pince et des ciseaux, un ou deux faisceaux primitifs des muscles moteurs des ailes. Ces faisceaux sont ensuite portés sur la lame de verre et dissociés rapidement avec les aiguilles. La résolution en fibrilles s'effectue avec facilité, par le simple écartement des deux moitiés d'un même faisceau primitif. Entre ces deux moitiés imparfaitement dissociées, les fibrilles délicates s'isolent, et se présentent comme des fils, à divers degrés d'extension. Si l'on a soin d'éviter une dessiccation trop rapide de l'objet sur la lame de verre, en promenant de temps en temps l'haleine sur la préparation, l'isolement des fibrilles s'opère avec une grande régularité, et, en tirant avec ménagement sur les bords du faisceau divisé, l'on arrive à tendre convenablement la majorité d'entre elles. Elles sont ainsi retenues chacune dans leur degré d'extension. Il suffit maintenant de verser sur la préparation une ou deux gouttes d'une solution convenable d'hématoxyline dans

l'alun et dans l'alcool (1), pour obtenir au bout de deux minutes une coloration intense des fibrilles. Ces dernières, surprises par l'alun et l'alcool (qui sont des réactifs coagulants), dans un état d'extension déterminé par leur adhérence à la lame de verre, sont fixées dans leur forme et les conservent. On peut les laver largement sous un courant d'eau, les débarrasser de l'excès de matière colorante et les monter ensuite dans la glycérine ou dans le baume, sans qu'elles subissent aucune rétraction.

J'ai insisté sur ces précautions à prendre parce que l'observateur, s'il les néglige, n'obtient que des objets d'études médiocres et dont il ne peut souvent tirer aucun profit. Mais sur des préparations faites convenablement la striation transversale paraît nette et régulière, les disques minces et les disques épais sont colorés en bleu violâtre. Quant à la bande claire de Hensen, elle ne se montre pas régulièrement dans les préparations faites à l'aide des méthodes précitées. Pour la voir, il convient de fixer préalablement dans leur forme les muscles moteurs des ailes. On y arrive facilement en immergeant au préalable dans l'alcool un tiers, et pendant vingt-quatre heures, le thorax d'un hydrophile à la carapace duquel on a pratiqué une petite fenêtre afin de faciliter la pénétration du réactif. La dissociation ménagée, la demi-dessiccation, puis la coloration à l'hématoxyline à l'aide du procédé précédemment décrit, permettent de voir nettement, sur la préparation, la bande claire de Hensen qui coupe transversalement le disque épais coloré en violet pâle. Ici donc les méthodes d'analyse optique pure et simple et l'emploi des réactifs colorants, donnent des résultats concordant exactement entre eux et aboutissant à cette notion que la prétendue

---

(1) La solution d'hématoxyline dans l'alun et l'alcool, pour agir convenablement, doit avoir été préparée depuis plusieurs jours, parce que, sous l'influence de l'oxydation lente qu'elle subit au contact de l'air, sa matière colorante acquiert des propriétés tinctoriales sensiblement plus énergiques.

strie de Hensen n'est nullement comparable au disque mince et ne peut, en aucun cas, être considéré comme un diaphragme transversal. On peut simplement conclure que le disque épais peut, ainsi que depuis longtemps déjà l'indiquait Brücke, se décomposer en disques secondaires par une sorte de clivage transversal. Ces disques secondaires sont au nombre de deux dans les muscles moteurs des ailes des insectes. Nous allons les voir devenir plus nombreux encore dans d'autres muscles, notamment dans ceux des membres des articulés.

Les muscles des pattes des insectes, bien différents des muscles moteurs des ailes, sont placés à l'intérieur de la carapace qui forme le squelette des membres de ces animaux. Ceux des pattes postérieures de l'hydrophile fournissent un bon objet d'études.. Ce sont des muscles à fibres obliques, insérées d'une part à la carapace, de l'autre à un tendon central, ce qui leur donne une apparence pennée.

Pour les recueillir, il convient d'employer quelques précautions indispensables; la première consiste à les fixer sur place dans leur forme afin d'éviter toute rétraction. A cet effet la carapace de l'article le plus voisin du thorax, et qui offre la forme générale d'un fuseau allongé, est incisée à l'aide de fins ciseaux sur l'une de ses arêtes, la carapace peut alors être ouverte à demi comme un livre, et maintenue dans cette position par un petit tasseau de bois. L'article tout entier est ensuite plongé dans l'alcool à à 36° de Cartier, et il est fixé par ce réactif à l'état de moyenne extension sur ses insertions naturelles.

On peut ultérieurement le dissocier dans l'eau sans craindre aucune rétraction. Les faisceaux primitifs se séparent alors aisément les uns des autres, et, si on les examine dans l'eau, montrent une striation transversale régulière. Les disques épais séparés par des bandes claires que traversent les disques minces semblent formés de bâtonnets juxtaposés. La substance des disques minces est

au contraire formée de grains brillants, rangés en série linéaire et transversale.

Lorsque l'action de l'alcool a été prolongée, pendant un certain temps, les contours des faisceaux primitifs fixés dans leur forme sont réguliers et leurs bords restent rectilignes. Il n'en est plus ainsi quand, à la suite d'une courte immersion dans l'alcool, on vient à laisser macérer longtemps dans l'eau les fibres musculaires dissociées. Le sarcolemme se soulève alors sous l'influence de l'imbibition. Il forme sur les bords du faisceau primitif, des festons dont les ventres saillants correspondent aux disques épais et dont les points d'attache, rentrants, sont au niveau des disques minces, marquant, pour ainsi dire, par leur lieu d'insertion même, la place exacte de ces derniers (Frédéricq.)

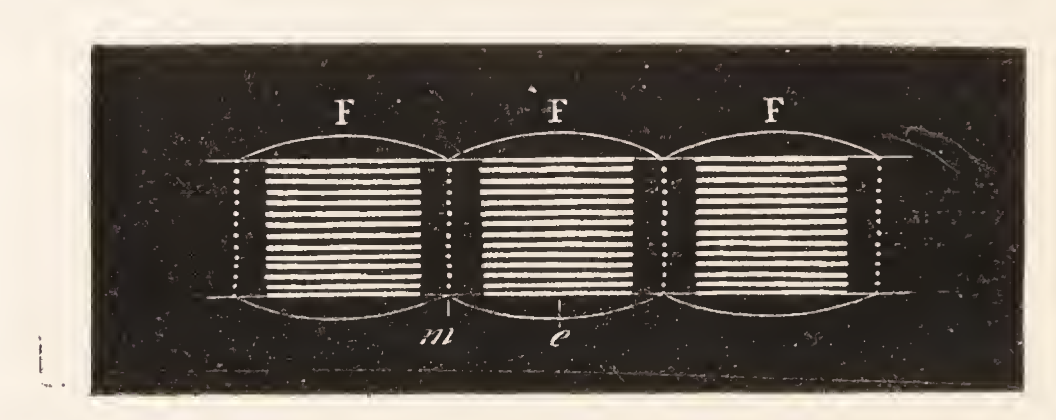


Fig. 16. — Faisceau musculaire primitif de la patte de l'hydrophile après macération dans l'eau. — *e*, disque épais. — *m*, disque mince. — F, festons formés par le sarcolemme soulevé.

Les bâtonnets juxtaposés qui concourent à la formation des disques épais, l'aspect granuleux du disque mince, la disposition des festons que nous venons de décrire, n'avaient pas échappé à l'observation minutieuse d'Amici. Je signalerai cependant ici un détail intéressant qu'il n'avait pas figuré, à savoir, que les bâtonnets formant le disque épais sont vaguement striés en travers. Ils ne paraissent en effet nullement homogènes, mais se présentent sous l'aspect de traits, renforcés de distance en distance, acquérant de la sorte un aspect vaguement moniliforme.

Nous reviendrons plus loin sur cet aspect particulier de la substance réfringente du disque épais, et nous verrons quelle est la signification probable. Mais il importe actuellement d'étudier la fibre musculaire des membres de l'insecte non plus à l'état statique mais à l'état vivant et actif, c'est-à-dire devenant le siége de modifications physiologiques importantes, sous les yeux mêmes de l'observateur.

Je vous ai fait voir précédemment, Messieurs, qu'une fibre musculaire de lapin, conservée dans son propre plasma, est parfaitement vivante et que si elle ne manifeste pas visiblement sa vitalité, c'est seulement parce qu'elle a été refroidie. Nous retrouvons ici même une preuve de cette assertion. La température des tissus des insectes est, en effet, peu différente de la température des milieux ambiants, aussi voyons-nous les faisceaux primitifs des muscles de leurs membres, étendus sur la lame de verre dans leur propre plasma, ou examinés dans l'albumine de l'œuf, manifester leur vitalité par des changements de forme, que l'on a assimilés plus ou moins exactement aux phénomènes normaux de la contraction, et que, depuis les travaux d'Aeby, l'on désigne sous le nom collectif d'*ondes musculaires*.

Il semble même qu'en immergeant un faisceau primitif dans l'albumine, son activité soit accrue, car ses mouvements spontanés sont fréquents et se poursuivent plus longtemps que lorsqu'il est examiné dans son propre plasma, c'est-à-dire dans son milieu naturel. En constatant cette curieuse propriété de l'albumine à l'égard du muscle, Merkel nous a donc fourni une excellente méthode pour l'examen des fibres vivantes. Mais il est nécessaire de savoir l'appliquer convenablement.

Au moyen de deux incisions semi-lunaires, pratiquées sur la patte d'un hydrophile à l'aide de ciseaux à pointe fine, et bien tranchants, j'enlève un fragment de la carapace,

je détache le muscle penniforme de toutes ses insertions, hors de celles qui se font sur le lambeau soulevé, et je l'extrais de son enveloppe chitineuse avec le tendon qui lui fait suite. Rapidement je l'immerge dans une goutte d'albumine d'œuf placée sur la lame de verre, puis je détache avec des aiguilles les faisceaux primitifs adhérents à la carapace, et après avoir rejeté celle-ci, je recouvre la préparation d'une lamelle. Avec un grossissement moyen vous voyez toutes ou presque toutes les fibres musculaires animées de mouvements actifs. Nous allons actuellement, Messieurs, étudier avec soin ces mouvements et discuter les données qu'ils nous fournissent au point de vue du mécanisme de la contraction musculaire.

Vous pouvez de la sorte constater avec moi l'existence des ondes musculaires, leur activité, leur vitesse considérable. Il en est toujours ainsi au début de chacune des observations qu'on vient à faire. L'onde musculaire commence à se produire à une extrémité de la fibre, et se poursuit d'abord avec régularité, c'est-à-dire qu'elle est pour ainsi dire transportée le long du faisceau comme par l'action d'un mouvement de translation uniforme. Mais au bout de quelque temps, l'activité du muscle diminue et ses mouvements deviennent irréguliers, comme vermiculaires, en même temps qu'ils se ralentissent. C'est le moment le plus favorable pour l'observation, car la durée de chacune des modifications subies par la substance musculaire pendant le passage de l'onde, est alors sensiblement accrue. Quelle que soit néanmoins la rapidité de celle-ci, l'on peut toujours distinguer au niveau du renflement formé dans le muscle sur le point envahi par l'onde, les disques minces et leurs grains réfringents caractéristiques. Ils servent pour ainsi dire de points de repère à l'observateur, en restant toujours visibles. On peut ainsi constater qu'au moment où l'onde contractile passe à leur niveau, ils se rapprochent et s'élargissent. Or, Messieurs, de ce seul fait du

rapprochement des disques minces les uns des autres, on en peut déduire un second, c'est que les disques épais, intercalés entre eux, ont diminué de longueur et se sont tassés pour ainsi dire sur eux-mêmes.

Ce fait est important ; il constitue à lui seul une objection capitale contre la théorie de Krause, c'est-à-dire contre l'existence de la case musculaire. Vous vous rappelez, en effet, que, dans cette théorie, le prisme musculaire conserverait des dimensions fixes pendant le repos et pendant la contraction. Le rapprochement de deux disques épais consécutifs à ce dernier moment résulterait seulement de ce que le liquide musculaire, enveloppé entre leurs extrémités, gagnerait leurs côtés latéraux. Il suit de là, logiquement, que si l'on démontre par l'expérience une diminution dans la hauteur des disques épais au moment de la contraction, la théorie est fausse. J'ai pu constater maintes fois ce raccourcissement. Il est souvent égal à plus de la moitié de la hauteur totale du disque épais considéré à l'état de repos. Il demeure donc bien établi qu'au moment du passage de l'onde et sur un point donné, les disques minces se rapprochent en même temps que les disques épais diminuent de hauteur, faits en contradiction formelle avec la théorie de Krause.

Mais quand on examine attentivement un faisceau un peu en deçà du point précis où se montre le renflement musculaire, ou un peu au-delà de ce dernier, c'est-à-dire quand on étudie la striation au voisinage immédiat de l'onde, on remarque certaines particularités de structure qu'il s'agit maintenant d'expliquer. Ils consistent principalement dans ce fait, que les bâtonnets dont l'ensemble concourt à former le disque épais deviennent obliques en restant parallèles entre eux, de telle façon que si l'on considère deux disques épais consécutifs adjacents à l'onde, on reconnaît que leurs bâtonnets se sont inclinés en sens inverse les uns sur les autres.

L'onde musculaire considérée dans son ensemble forme un renflement symétrique par rapport à l'axe du faisceau primitif, mais les diverses parties de ce renflement ne sont pas toutes également contractées, à un moment donné; d'où il résulte que l'onde exerce, sur les portions adjacentes de la fibre restées en repos, une sorte de tiraillement. Les prismes musculaires qui forment par leur ensemble un disque épais s'infléchissent alors les uns sur les autres, entraînés par une action purement mécanique du côté même où l'onde prédomine. Ils sont simplement étirés de ce côté.

J'ai à peine besoin de vous dire, Messieurs, que pour observer des phénomènes aussi délicats il est nécessaire de prendre certaines précautions. Je rappelle ici qu'il est tout d'abord avantageux d'exercer sur la surface du faisceau musculaire qu'on inspecte, un certain degré de compression, absolument pour la même raison que lorsqu'on veut étudier la striation d'un faisceau musculaire primitif, il est indispensable de rendre plane sa surface convexe. On arrive en effet, de cette manière, à mettre l'objectif au point, à la surface même de l'onde, et l'on étale cette dernière pour ainsi dire sous ses yeux. C'est en observant ainsi des faisceaux musculaires dont l'activité est devenue peu considérable, et dans lesquels les ondes marchent avec lenteur, qu'on peut reconnaître qu'au moment où la contraction se produit, les disques épais diminuent de hauteur, que les disques minces se rapprochent, que les espaces clairs s'effacent, et qu'enfin, au moment où l'onde passe en un point donné, il ne se produit nullement sur ce point le phénomène de *renversement ou d'inversion de la striation transversale* qui sert de base à la théorie proposée par Merkel pour expliquer la contraction musculaire.

Malgré tout, cependant, il est difficile d'étudier avec fruit une onde qui passe rapidement sous les yeux et qui s'efface ensuite. Si l'on pouvait fixer dans sa forme le renfle-

ment de la substance contractile et l'observer à loisir, les résultats de l'observation seraient, on le conçoit, infiniment plus certains puisqu'ils découleraient de l'interprétation de préparations persistantes. Depuis quelques années les histologistes ont poursuivi ce but, et ils l'ont atteint. Voici maintenant en quoi consiste le principe de la méthode. Pour obtenir une préparation persistante de l'onde musculaire, il faut d'abord la provoquer, puis la fixer immédiatement dans sa forme. Certains réactifs coagulants, dont l'action est rapide, satisfont à cette double indication et, parmi eux, l'alcool absolu, ou plutôt à 90° centésimaux occupe le premier rang.

Quand on immerge un muscle vivant dans ce réactif, le premier effet produit est une excitation énergique, analogue à celle qu'exercent sur le muscle les actions mécaniques, celle des acides et des courants d'induction. Une onde se produit, mais presque au même instant l'action coagulante de l'alcool sur les substances albuminoïdes exerce ses effets; le muscle, l'onde en cours de progression, et même l'onde commencée, sont saisis par le réactif et fixés dans leur forme exacte et dans leurs rapports réciproques. On en peut ultérieurement observer les détails à loisir. C'est pourquoi Merkel a employé cette méthode d'immersion dans l'alcool fort, et pendant 30 à 45 minutes, des fragments de substance musculaire qu'il voulait étudier. J'ai modifié légèrement ce procédé, et j'opère de la manière suivante. La carapace d'une patte d'hydrophile est incisée, maintenue ouverte, et l'article entier plongé pendant quelques minutes dans l'alcool absolu. L'effet d'excitation est brusque et des ondes particulières se produisent. Elles sont de deux ordres, totales ou partielles. J'ai réservé aux dernières le nom d'*ondes latérales* parce qu'elles se produisent sur un seul côté de la fibre musculaire, bien différentes des ondes spontanées de la fibre vivante, qui l'envahissent dans tous ses diamètres, et déterminent l'apparition d'un

renflement fusiforme, à très peu près symétrique par rapport à l'axe de figure du faisceau primitif.

L'étude histologique de ces ondes latérales va nous fournir des résultats importants. Elles constituent, en effet, un excellent objet d'études par cela même qu'elles sont incomplètes, et que l'un des bords de la fibre étant contracté, les points symétriques du bord opposé peuvent être considérés comme étant restés au repos. Sur un espace restreint, nous pouvons donc suivre la contraction dans tous ses stades. Or, voici ce que nous observons. Le faisceau musculaire offre, au niveau de l'onde latérale, un demi-ventre de contraction ; il est donc curviligne et saillant en dehors. Sur le bord opposé et sur le point symétrique, il est rectiligne. Considérons maintenant ce bord rectiligne et non contracté, nous y verrons régulièrement la succession suivante :

A_1 disque mince
b. demi-bande claire
B. disque épais
b' demi-bande claire
A_2 disque mince, etc.

C'est-à-dire la striation ordinaire du muscle au repos. Les disques minces sont facilement reconnaissables à leur aspect granuleux. Sur le côté contracté, le sarcolemme, formant des festons, indique, par le point d'insertion ou rentrant de ce dernier la place du même disque mince. Il résulte de là que ce dernier peut être poursuivi à travers le point contracté. L'on voit seulement que sur ce point même les disques minces se rapprochent les uns des autres comme le font les rayons d'un éventail entre-ouvert.

C'est-à-dire qu'une telle image démontre pleinement que le phénomène d'inversion, supposé par Merkel, n'existe pas puisqu'on peut suivre le disque mince, et transversalement, dans toute la largeur de la fibre contractée seulement sur

un côté. Nous reviendrons bientôt, du reste, sur ce point, à propos de l'étude du muscle faite à l'aide de la lumière polarisée.

Il est maintenant nécessaire de se demander quel rapport existe entre les ondes que nous venons d'étudier et la contraction musculaire normale. Je dois vous avouer, Messieurs, que ce rapport est difficile à déterminer, mais, d'un autre côté, je puis vous dire que la comparaison qu'on a voulu faire entre l'onde spontanée ou provoquée qui par-

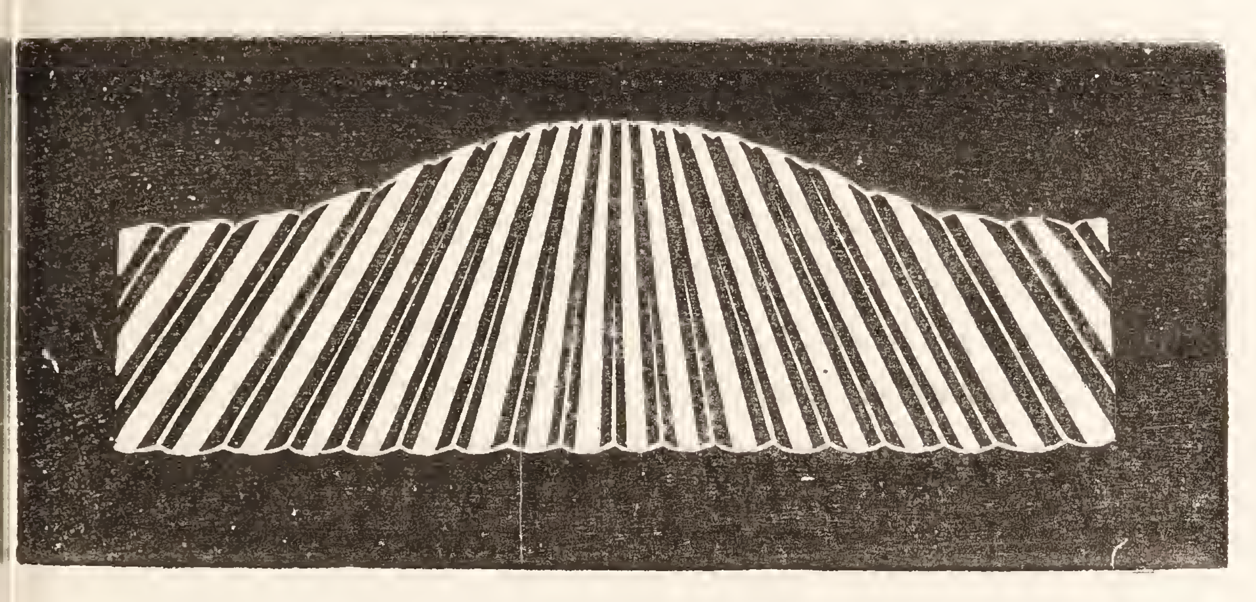


Fig. 17. — Schéma d'une onde latérale.

court une fibre musculaire, et la contraction brusque et totale de celle-ci qui, seule, est du reste la véritable contraction, n'avait aucune raison d'être. L'onde musculaire n'est en effet qu'un phénomène anormal. C'est un mode de réaction particulier de la substance musculaire. Quand un muscle se contracte, il le fait en un seul temps. J'ai pu vérifier le fait nombre de fois en observant le mode de contraction des muscles des cyclopes.

Le travail accompli par l'onde est lui-même très-peu considérable, et son effet utile à peu près nul. Partant, il n'existe ici rien de comparable au travail actif produit par la contraction totale, synchrone et synergique des diverses parties d'un même muscle volontaire, et les

deux phénomènes doivent être et demeurer entièrement séparés.

Les matières colorantes, telles que l'hématoxyline et le carmin, sont employées avantageusement pour l'étude des muscles des membres des insectes. On suit dans leur emploi les mêmes méthodes que pour la préparation des muscles des ailes. Comme chez ces derniers, on colore facilement en rouge ou en violet les disques épais et les disques minces. Je dois cependant vous signaler ici ce fait, qu'après coloration par l'hématoxyline les disques minces se colorent activement en bleu, et que les disques épais offrent la même coloration, mais seulement à leurs extrémités. En leur milieu se voit une zone incolore. Ce fait intéressant, et que j'expliquerai plus tard, ne fut connu de Merkel qu'après qu'il eût formulé sa théorie et que Fögel eut appliqué l'hématoxyline à la coloration des muscles. Nous le laisserons momentanément de côté, et nous poursuivrons dans la prochaine leçon l'analyse de la substance musculaire, en appliquant à son étude les réactions optiques qu'elle produit en présence de la lumière polarisée.

NEUVIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — Etude des muscles striés à l'aide de la lumière polarisée. — Corps bi-réfringents et mono-réfringents. — Les corps mono-réfringents peuvent acquérir la bi-réfringence en vertu de modifications survenues dans leur état moléculaire, sans changement de composition ; exemples: Lame de verre courbée, caoutchouc étiré et refroidi. — Un corps devient bi-réfringent quand ses molécules sont orientées dans une seule et même direction axiale, pressées et maintenues dans cette position. — Etude du faisceau musculaire à la lumière polarisée. — Technique. — Discussion de la théorie de Brücke. (*17 février 1876*).

Messieurs,

Je me propose d'étudier avec vous, dans cette leçon, la substance musculaire des muscles striés, à l'aide de la lumière polarisée. J'aurais pu rejeter cette étude plus loin, et ne la faire qu'après avoir décrit complétement les muscles volontaires observés à l'aide des méthodes histologiques qui n'exigent que l'emploi de la lumière ordinaire. J'ai néanmoins pensé que l'étude de la polarisation, appliquée aux muscles striés, arrivait ici même en son véritable lieu. La plupart des histologistes ont, en effet, appliqué surtout cette méthode à l'analyse optique des fibres musculaires des pattes des insectes, et, sous peine de compliquer encore un exposé déjà laborieux par lui-même, je crois indispensable de suivre dans leurs errements ceux qui nous ont précédé.

Nous venons en effet d'entreprendre l'analyse histologique des muscles des pattes de l'hydrophile ; nous allons essayer de compléter cette étude en y appliquant la polarisation. Je supposerai, bien entendu, connus de vous, les faits principaux relatifs aux propriétés singulières de la lumière polarisée, mais l'emploi de cette dernière constituant une véritable méthode histologique, je devrai néanmoins vous en indiquer la technique, et par celà même entrer dans quelques détails.

L'appareil d'optique adapté au microscope dans le but de polariser la lumière est constitué, vous ne l'ignorez pas, par la combinaison de deux prismes de Nicol. L'un de ces prismes est placé sous la platine, entre cette dernière et le miroir plan destiné à recueillir la lumière, il porte le nom de *polariseur*.

Le second prisme est adapté au-dessus de l'objectif ou au-dessus de l'oculaire, et se nomme prisme *analyseur*. Celà posé, je dois vous rappeler que, lorsque les plans de polarisation de ces deux prismes sont parallèles entre eux ou se confondent, et que, conséquemment, ils forment l'un avec l'autre un angle égal à zéro ($\alpha = 0°$) le champ du microscope reste lumineux. Mais si les deux Nicols sont croisés rectangulairement ($\alpha = 90°$) aucun rayon lumineux ne les traverse, et le champ du microscope devient complètement obscur (1). Supposons actuellement qu'un cristal à un axe soit couché sur la platine, si cet axe se confond avec l'un des plans de polarisation, ou lui est parallèle, le champ du microscope restera obscur. Si au contraire cet axe, convenablement orienté, fait avec les deux plans de polarisation un angle de 45°, le cristal deviendra

(1) Dans ces sortes d'expériences, qui ne sont point faites comme celles de physique dans la chambre noire, il est indispensable de placer un écran devant la platine du microscope, immédiatement au-dessus du miroir plan réflecteur, afin d'éviter toute complication provenant de la lumière diffuse.

lumineux, et l'on reconnaîtra par là qu'il est bi-réfringent ou anisotrope.

Un grand nombre de corps, autres que les cristaux, jouissent de la propriété de double réfraction. Convenablement orientés, ils paraissent brillants sur la platine du microscope à polarisation dont les Nicols ont été croisés; ils sont bi-réfringents ou anisotropes. D'autres, au contraire, dans les mêmes conditions et quelle que soit leur orientation, ne deviennent jamais lumineux ; ils sont mono-réfringents ou isotropes.

Messieurs, les propriétés particulières des différents corps à l'égard de la lumière polarisée ont été depuis longtemps étudiées par les physiciens ; je dois pourtant vous indiquer ici un fait singulier et remarquable. Un même corps, dont la composition chimique et dont le poids n'ont point changé, mais dont l'arrangement moléculaire a subi certaines variations, peut voir ses propriétés optiques à l'égard de la lumière polarisée se modifier si profondément, que par exemple, d'isotrope il peut devenir anisotrope, ou que le contraire peut avoir lieu. Si vous prenez une lame de verre et si vous l'observez à l'aide de la lumière polarisée, vous la trouverez parfaitement isotrope ou mono-réfringente. Courbez cette lame de verre, elle deviendra anisotrope ou bi-réfringente, parce que ses molécules auront subi une sorte de tassement dans un sens donné.

J'ai, de mon côté, trouvé, il y a quelques années, un objet infiniment meilleur que le verre comprimé, pour étudier ces modifications singulières des propriétés optiques des corps ; c'est le caoutchouc de bouteille, non vulcanisé conséquemment, et découpé en très-minces rubans. Ces derniers jouissent d'une élasticité parfaite, mais si après les avoir étirés fortement, et les maintenant dans l'extension, l'on vient ensuite à les refroidir, ils deviennent rigides et perdent absolument la propriété de revenir sur eux-mêmes. J'ai depuis longtemps montré qu'il est facile de rendre

au caoutchouc énervé de la sorte son élasticité première. Il suffit pour cela de presser entre les doigts le mince ruban étiré, c'est-à-dire de le porter pendant quelques instants à une température d'environ 36°. La bande de caoutchouc, redevenant élastique sur ce point, y produit sous le doigt même un ventre de rétraction, et si l'on reproduit l'expérience de distance en distance le long de la bande, cette dernière tout entière se trouve composée de ventres élastiques alternant avec des nœuds rigides.

Messieurs, je ne suis entré dans les détails qui précèdent que parce que cette expérience simple, tout étrangère qu'elle paraisse être au premier abord à notre sujet, trouvera son application naturelle et très-importante lorsque nous analyserons plus tard le mécanisme intime de la contraction. Actuellement, et pour ce qui a rapport, dans les faits précités, avec les variations des propriétés optiques d'un même corps, nous remarquons ce phénomène intéressant qu'une mince lame de caoutchouc élastique, placée sur la platine du microscope à polarisation est absolument mono-réfringente ; que la même lame étirée et refroidie est devenue par cela même bi-réfringente, et que lorsqu'on a restitué à cette lame, de distance en distance, son élasticité par l'application de la chaleur, elle est désormais constituée par une succession de segments rigides anisotropes et élastiques mono-réfringents.

Il devient dès lors évident que la propriété de la double réfraction, acquise par le caoutchouc étiré et rendu rigide, est fonction de l'arrangement moléculaire survenu dans la lame de caoutchouc, étirée et maintenue dans cet état par l'action du refroidissement. Or dans le cas qui nous occupe cet arrangement moléculaire est facile à préciser : il consiste simplement dans l'étirement dans une direction et le tassement dans une autre, des éléments constitutifs, quels qu'ils soient, d'ailleurs, de la lame élastique. Cette simple considération nous permet de prévoir que toutes les fois que les

éléments d'un corps transparent sont ramenés, par une action plus ou moins analogue à l'étirement, dans une direction identique, et qu'ils restent dans cet état, le corps pri-

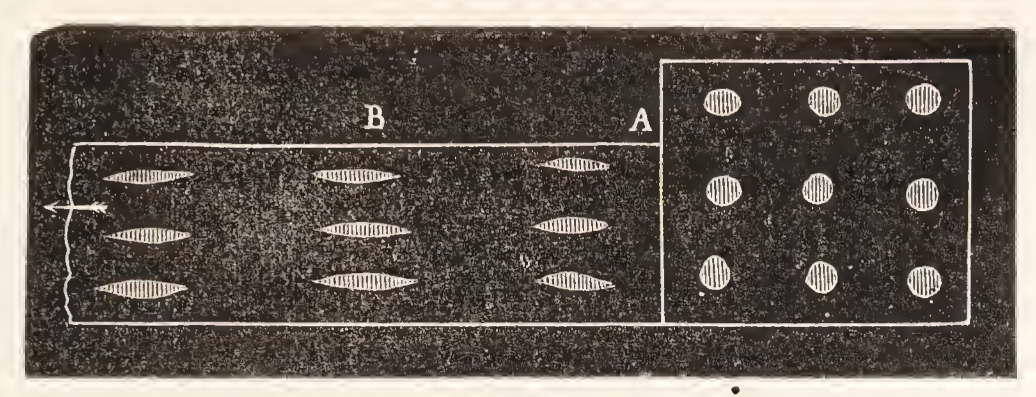


Fig. 18. — A, lame de caoutchouc marquée de points; — B, la même étirée montrant l'arrangement pris par les molécules situées dans l'aire des points quand l'étirement a été opéré dans le sens de la flèche.

mitivement isotrope pourra devenir anisotrope. C'est en effet ce que démontre l'expérience, et, particulièrement en histologie, les exemples confirmatifs de cette hypothèse ne sont pas difficiles à trouver.

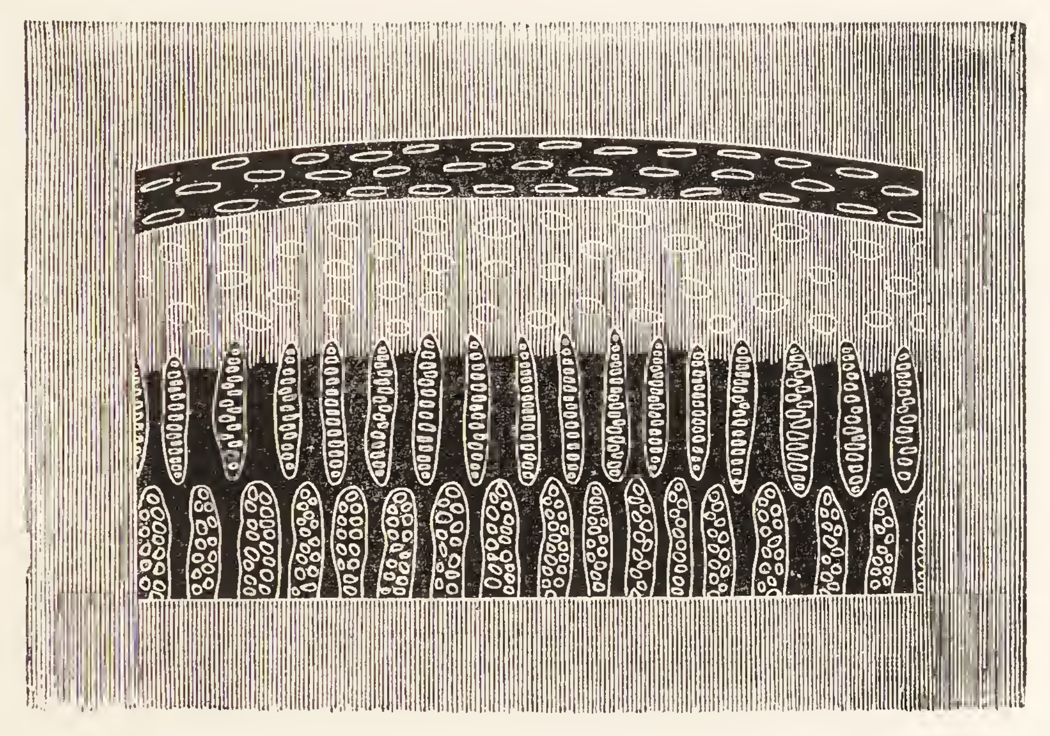


Fig. 19.— Coupe de cartilage diarthrodial perpendiculaire à la surface et examinée à la lumière polarisée, — les parties isotropes sont en noir pur.

Lorsque vous observez, à l'aide du microscope à polarisation, des poils de mammifères, vous remarquez facilement qu'ils sont mono-réfringents au niveau du bulbe pileux et

qu'ils deviennent de plus en plus bi-réfringents à mesure qu'on approche de leur pointe. Or, vous savez que les lamelles épidermiques qui forment les gaînes superposées du poil sont étirées et tassées suivant la longueur ou l'axe de figure de cette production. L'étude des cartilages diarthrodiaux est encore plus instructive et vient clairement à l'appui de la conception précédemment formulée. Il est facile, en effet, de reconnaître, sur des coupes transversales dirigées normalement de la surface libre du cartilage à l'os, que les capsules de cartilage y sont disposées dans l'ordre suivant :

(A). Tout près de la surface, les capsules sont allongées transversalement, aplaties de haut en bas, comme par la pression des surfaces articulaires l'une sur l'autre.

(B). Au-dessous de cette première zone, qui forme comme une bande extérieure, les capsules de cartilage sont sphériques et comme semées librement dans la substance fondamentale du cartilage.

(C). Plus profondément, enfin, et sur le point où les capsules s'allongent dans le sens longitudinal, elles sont pressées les unes contre les autres et sont remplies de capsules secondaires empilées de telle sorte que le cartilage prend, à l'œil nu, un aspect fibroïde.

Si maintenant nous examinons à l'aide de la lumière poralisée, cette même préparation de cartilage, convenablement disposée sur la platine, elle donnera un aspect analogue à celui de la figure, c'est-à-dire que les zones A et C, indiquées par une teinte noire pure, seront brillantes ou biréfringentes tandis que la zone B, marquée de hachures verticales, sera obscure, ou mono-réfringente. Il suit naturellement que dans le cartilage les parties mono-réfringentes sont celles dont les capsules cartilagineuses n'ont

subi aucune compression, aucun tassement dans un sens déterminé ; tandis que les portions bi-réfringentes sont au contraire celles au niveau desquelles cette compression s'est produite.

Un grand nombre d'éléments histologiques jouissent de la propriété de double réfraction. Vous reconnaîtrez bientôt combien cette constatation est importante, mais je vous signalerai simplement, pour le moment, parmi les substances bi-réfringentes de l'organisme : celle des faisceaux conjonctifs ordinaires et particulièrement des faisceaux conjonctifs des tendons. Il est extrêmement facile de vérifier le fait sur les tendons filiformes de la queue du rat et de quelques autres animaux. Inversement *les fibres élastiques sont absolument mono-réfringentes*, fait important à noter dès à présent, que nous utiliserons plus tard et qui se comprend d'ailleurs de lui-même.

Il convient actuellement d'appliquer ces données à l'étude de la substance contractile des muscles striés. Des faisceaux primitifs vivants, recueillis par les méthodes ordinaires, sont convenablement tendus sur la lame de verre. On les porte ensuite sur la platine du microscope à polarisation et on les oriente de telle façon que, les nicols étant croisés, leur axe de figure fasse avec le plan de polarisation un angle de 45°. Le faisceau primitif devient alors lumineux dans son ensemble et se détache en clair sur le champ noir du microscope. Inversement, si l'axe de la fibre est orienté parallèlement à l'un ou l'autre des plans de polarisation, le champ du microscope reste obscur. On déduit naturellement de ces faits une première conclusion ; c'est que le faisceau musculaire primitif des muscles volontaires est dans son ensemble anisotrope ou bi-réfringent.

Il est à peine besoin de dire qu'il est indispensable, dans une pareille recherche de tendre préalablement sur la lame de verre les faisceaux musculaires primitifs, fixés dans leur forme par les réactifs coagulants, ou plongés dans l'albumine

d'œuf et vivant encore, de manière à donner à ceux qu'on observe une direction absolument rectiligne. Si, en effet, ces faisceaux étaient incurvés sur eux-mêmes, ils deviendraient brillants par places, obscurs dans d'autres points, n'étant plus orientés dans leur ensemble suivant une même direction. Quand on a pris la précaution de bien tendre préalablement en ligne droite les fibres musculaires qu'on observe il est facile de reconnaître, avec Brücke, que si elles sont anisotropes dans leur ensemble, elles ne le sont nullement dans toutes leurs parties.

Le faisceau musculaire primitif rendu lumineux est en effet strié transversalement par des bandes noires mono-réfringentes, alternant avec des bandes brillantes anisotropes. Ces bandes brillantes répondent aux disques épais, les bandes obscures aux espaces clairs. Ces dernières sont ordinairement traversées, dans leur milieu, par une mince bande lumineuse, beaucoup moins brillante que le disque épais, et qui répond au disque mince. De pareils détails ne peuvent être observés que sur des fibres musculaires convenablement tendues, mais ils démontrent pleinement et de prime-abord trois faits importants : 1° que le disque épais est bi-réfringent; 2° que le disque mince l'est à un degré moindre (1) ; 3° que la bande claire est isotrope, c'est-à-dire qu'elle ne jouit pas de la propriété de double réfraction.

Si le faisceau musculaire primitif qu'on observe a été tendu, puis fixé dans sa forme par l'action brusque de l'alcool, la striation longitudinale s'y montre aussi marquée que la transversale. Chaque disque épais paraît alors composé de bâtonnets ou de prismes longitudinaux et parallèles entre eux, séparés les uns des autres par des lignes obscures d'une délicatesse extrême. Le disque mince, dans

(1) Il arrive même que dans certaines conditions le disque mince paraît à peu près monoréfringent. Il jouit cependant de la double réfraction mais à un degré faible comparativement au disque épais.

les mêmes conditions, semble formé de grains brillants juxtaposés en série transversale. Si, au contraire, le muscle a été fixé dans sa forme alors qu'il s'était rétracté, les phénomènes sont totalement différents.

La striation transversale est simple et formée seulement par une succession régulière de bandes brillantes anisotropes et de bandes sombres isotropes. Je dois ici noter que toutes les bandes brillantes, c'est-à-dire bi-réfringentes, le sont dans un pareil faisceau à un degré égal, et que l'on ne peut plus y retrouver le disque mince, qui, dans le faisceau tendu, se distinguait du disque épais aussi bien par sa moindre bi-réfringence que par son épaisseur moins considérable. C'est probablement de ce fait d'observation que Merkel est parti pour admettre l'inversion de la striation transversale. Vous remarquerez en effet, Messieurs, que dans la théorie de l'inversion, l'on admet que, lors de la contraction musculaire, les deux moitiés de chacun des disques épais sont entraînées en sens inverse vers les deux extrémités de la case musculaire, et que la substance demi-molle dont ils sont formés vient s'accumuler autour du disque mince. Si l'on considère, dans cette hypothèse, deux cases musculaires successives, le disque mince qui les sépare serait, au moment de la contraction, compris entre deux demi-disques épais bi-réfringents comme lui. Ainsi s'expliquerait la striation transversale simple du muscle contracté ou rétracté. Mais cette conception, vous le pouvez prévoir facilement, deviendrait insoutenable si l'on démontrait que dans le faisceau primitif contracté, le disque mince n'a pas cessé d'occuper le milieu de la bande claire.

Je crois vous avoir démontré ce fait dans la dernière leçon, lorsque nous avons étudié les modifications survenues dans la substance musculaire par le fait même de la production d'une onde latérale.

L'analyse histologique, faite à l'aide de la lumière polarisée, est absolument confirmative. Si, en effet, l'on observe

une fibre musculaire striée de la patte des insectes, se contractant dans l'albumine de l'œuf, on reconnaît aisément que chacun des ventres de contraction, produits le long de la fibre par le passage de l'onde, est plus brillant que les points restés dans le relâchement. Ce phénomène a besoin d'une courte explication. L'on pourrait à la rigueur se demander s'il est dû à une augmentation de la puissance de bi-réfraction de la substance musculaire contractée ou si, à ce niveau, il se produit une diminution dans l'importance de la mono-réfraction, c'est-à-dire si les parties isotropes s'effacent pour ainsi dire au moment du passage de l'onde. Mais, comme au niveau de l'onde musculaire, il existe une augmentation de diamètre de la fibre, l'épaisseur des parties bi-réfringentes étant plus considérable, à ce niveau, ce point devient nécessairement plus lumineux.

Il convient d'ajouter encore que dans le voisinage de l'onde les prismes musculaires subissent des tiraillements et s'infléchissent en zigzags. Si maintenant vous supposez que l'axe de figure du faisceau primitif observé fasse avec les plans de polarisation l'angle exact de 45°, qui donne le maximum de lumière, vous comprendrez facilement que les disques épais dont les prismes musculaires constitutifs sont infléchis sur l'axe de figure de la fibre, auront cessé d'être nettement lumineux puisque leur axe optique sera devenu, en plus ou en moins, différent de 45 degrés. L'onde musculaire paraît encore plus lumineuse par le simple effet de ce contraste.

Il serait difficile de reconnaître, en observant une onde totale et brillante ce que devient le disque mince faiblement anisotrope, lorsque la contraction se produit. Mais ici encore pour résoudre la question nous profiterons des ondes latérales. Je vous ai fait voir, Messieurs, dans la dernière leçon que lorsqu'une onde partielle de cette nature est fixée dans sa forme au moment même où elle se produit,

l'on peut reconnaître, en l'observant avec attention, qu'au niveau des points contractés le disque mince est contenu dans la bande claire aussi bien qu'au niveau des points restés en repos. Une onde latérale fixée par l'alcool et observée à l'aide du microscope à polarisation, donne une image absolument confirmative des faits observés à la lumière simple. Les disques épais sont brillants, les bandes claires sont obscures. Sur le côté contracté du faisceau primitif, ces dernières contiennent dans leur épaisseur le disque mince beaucoup moins brillant que le disque épais. La ligne lumineuse qui forme ce disque mince s'effile progressivement à mesure qu'elle s'approche de l'onde latérale, puis finit par disparaître.

Je dois actuellement vous indiquer brièvement, Messieurs, les meilleures méthodes pour préparer et conserver les muscles striés en vue de l'étude de leur substance contractile par la lumière polarisée. Brücke, plongeant un hydrophile dans l'alcool concentré, l'y laissait mourir, et les muscles des pattes étant fixés dans leur forme, il enlevait ces dernières par arrachement. Les muscles penniformes contenus dans chacun des articles en étaient alors extraits par l'effet de la simple brisure du membre au niveau d'une articulation. Dans ces conditions, en effet, les muscles sont facilement arrachés avec leurs tendons. Il suffit ensuite de les étudier convenablement sur la lame de verre, de les dessécher suivant les méthodes classiques et de les monter dans le baume du Canada ou la résine Damar.

Messieurs, lorsqu'on observe de pareilles préparations à l'aide de la lumière polarisée, le champ du microscope paraît noir lorsque les nicols sont croisés, et l'objet bi-réfringent orienté à 45° devient plus ou moins lumineux. Il est facile de donner à ces phénomènes optiques, déjà si intéressants par eux-mêmes une élégance très-grande en décomposant au préalable la lumière polarisée. L'expérience apprend que si l'on interpose une lame mince de gypse sur le

passage des rayons lumineux, le champ du microscope, de simplement obscur qu'il était après le croisement des nicols prend l'une des couleurs du spectre. Un objet bi-réfringent, convenablement orienté à 45° et observé alors, prend dans ces conditions la teinte complémentaire de cette couleur. Si, pour prendre un exemple, nous plaçons sous la lame porte-objet une mince lamelle de gypse, disposée par tâtonnement de façon à donner, les nicols croisés, une coloration d'un rouge poupre au champ du microscope, un faisceau musculaire bien orienté au-dessus de cette lamelle paraîtra coloré en vert brillant dans son ensemble, et les parties vertes lumineuses seront toutes anisotropes. Avec une patience suffisante, on arrive facilement à faire de semblables préparations, mais il est préférable de se servir de la platine à polarisation de Hartnack qui supprime tout tâtonnement préalable.

Dans cet appareil, en effet, la lame du gypse est collée sur un disque de verre, qu'on fait tourner à l'aide d'une roue dentée, immédiatement au-dessous de la platine. On détermine d'abord, après avoir croisé les nicols, la position de la lame de gypse qui colore en rouge vif le champ du microscope. On porte ensuite sous l'objectif un faisceau musculaire convenablement monté, et on l'oriente de façon à obtenir suivant son axe le maximum de lumière. Il apparaît coloré en vert pâle avec d'admirables détails.

Messieurs, l'étude que nous venons de faire est éminemment instructive. Vous n'avez pas oublié que Brücke pensait que, dans le faisceau primitif, tout ce qui était bi-réfringent était contractif, et formé par des éléments particuliers, les disdiaclastes qui, dans l'état de repos et l'état de contraction, étaient différemment orientés. Le seul fait positif à déduire de ce que nous avons vu jusqu'ici, c'est que certaines parties de la substance musculaire, telles que les disques épais et les disques minces, sont anisotropes ou bi-réfringentes. Mais il serait erroné de croire que la pro-

priété de double réfraction entraîne fatalement avec elle celle de contractilité. Dans ce dernier ordre d'idées, nous serions, en effet, conduits à admettre que le caoutchouc énervé, les faisceaux conjonctifs, certaines régions des cartilages, bi-réfringents comme le muscle, sont aussi contractiles comme lui. De cette comparaison même, que je viens de faire, découle une élimination par l'absurde de la théorie de Brücke, car on sait, par exemple, que rien n'est moins contractile qu'un cartilage ou qu'un tendon. Cette théorie doit donc être dès maintenant abandonnée et nous ne la discuterons plus. Nous aurons cependant à examiner plus tard la réalité d'un de ses corollaires ; à savoir, que, dans le muscle tout ce qui est bi-réfringent est contractile. Vous ne tarderez pas, Messieurs, à vous convaincre que les disques minces ne paraissent nullement assimilables, dans leur action mécanique, aux disques épais anisotropes. Je puis même vous dire ici par anticipation, qu'il est fort probable qu'ils ne sont nullement contractiles. Nous abandonnerons du reste pour le moment la discussion de cette question controversée, nous la remettrons à plus tard, et nous étudierons, dans la prochaine leçon, le spectre musculaire et la matière colorante de la substance contractile des muscles striés.

DIXIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — Spectres de diffraction produits par les réseaux parallèles : La striation transversale de la substance musculaire réalise les conditions optiques d'un réseau. — Spectres des muscles : énoncé des lois qui président à leur production et à leurs variations d'étendue. — Spectres produits par un muscle vivant, à l'état de moyenne extension : variations du spectre pendant la contraction. — Le spectre musculaire est continu pendant le repos, la contraction, le retour à l'état de repos : Son étendue varie seule. — Spectre du muscle contracté-tendu. Description de l'appareil. — Applications à la théorie de la contraction musculaire. L'inversion de la striation au moment de la contraction, et l'effacement de cette striation dans le prétendu stade intermédiaire de Merkel n'existent pas. — La contraction peut s'effectuer sans que la striation transversale subisse de modifications appréciables

Messieurs,

Je me propose de consacrer cette leçon à l'étude du spectre produit par les muscles striés ; non que cette propriété des muscles soit en anatomie générale d'une importance extrême, mais parce que je pense qu'elle nous pourra fournir des faits intéressants par rapport au mécanisme intime de la contraction. Pour arriver à prendre une bonne idée de la façon dont cette dernière s'exécute, nous ne devons en effet négliger aucune donnée, si minime qu'elle paraisse être au premier abord.

J'ai montré (1) que les stries transversales des faisceaux

---

(1) Comptes-rendus de l'Académie des sciences, 1er juin 1874.

musculaires agissent sur la lumière blanche pour produire des spectres. J'ajouterai que ce résultat pouvait être prévu théoriquement, car la striation transversale qui résulte, dans un faisceau primitif, de la succession à intervalles égaux et très-minimes, de disques épais et de bandes claires, réalise exactement les conditions de ce que l'on appelle en optique *un réseau.*

Les réseaux des physiciens sont en effet constitués par une série de raies, alternativement opaques et transparentes, très-rapprochées et équidistantes. On les obtient en traçant sur une lame de verre, à la pointe de diamant, des stries fines et parallèles. Un micromètre, par exemple, est un *réseau* dans lequel les intervalles entre deux traits consécutifs représentent des ouvertures dont les bords peuvent devenir le siége de phénomènes de diffraction. Si maintenant l'on vient à regarder, à travers un pareil système, une fente lumineuse parallèle aux stries du réseau, l'on verra se produire, à droite et à gauche de cette fente et successivement : 1° une bande noire ; 2° un spectre d'une pureté très-grande, et dont la partie violette sera orientée du côté de la fente ; 3° une seconde bande obscure ; 4° enfin, une série de spectres de plus en plus étalés et de moins en moins lumineux. J'ajouterai que la largeur des spectres et que celle de la bande obscure qui sépare le premier spectre des bords de la fente sera d'autant plus grande que les stries du réseau seront plus rapprochées les unes des autres. De telle sorte que, si nous supposons que, dans un réseau donné, les intervalles des traits parallèles viennent à diminuer subitement d'étendue, le spectre s'agrandira, et en même temps il s'éloignera de la fente lumineuse (1).

---

(1) Soit, pour deux réseaux donnés, et par rapport à l'observateur, α et α' les angles au sommet des cônes lumineux interceptés par chacun des spectres correspondants. Le nombre des stries n et n' contenu, pour chaque réseau,

Vous reconnaîtrez bientôt, Messieurs, l'utilité des quelques notions physiques qui précèdent. Actuellement, je dois vous indiquer comment l'on démontre que les muscles striés décomposent la lumière comme les réseaux. Je choisis pour cela le muscle couturier de la grenouille. C'est un muscle mince comme une lanière, dont toutes les fibres sont parallèles, dont l'épaisseur est sensiblement égale aux divers points de sa hauteur, et qui est en outre suffisamment transparent pour permettre l'observation des spectres. Ce muscle, rapidement détaché de ses deux insertions extrêmes, est porté sur une lame de verre, étalé longitudinalement, tendu à ses deux extrémités pour éviter qu'il ne se forme des plis de rétraction, et recouvert enfin d'une lamelle sans addition d'aucun liquide. Je vous ferai remarquer, Messieurs, que ce muscle est parfaitement vivant, et que soumis à des excitations convenablement dirigées il fournirait une contraction énergique. En second lieu, vous voyez que je l'ai orienté de telle façon, que sa striation transversale soit dirigée perpendiculairement aux grands côtés du rectangle allongé formé par la lame de verre, de manière que je pourrai facilement disposer à volonté mon réseau musculaire parallèlement à une fente lumineuse quelconque.

Si maintenant je place devant mon œil et très-près de lui, une pareille préparation, de façon à ce que son axe de figure soit perpendiculaire à une fente lumineuse que j'observe à travers le muscle (1), il apparaît de chaque côté de

---

dans l'unité de longueur, s'exprime en fonction de α et α' de la manière suivante :

$$\frac{n}{n'} = \frac{\sin \alpha}{\sin \alpha'}$$

(1) La manière la plus simple de voir le spectre est de placer la préparation très-près de l'œil droit, le gauche étant fermé, puis de disposer derrière elle soit un écran muni d'une fente verticale, soit plus simplement la main en laissant deux doigts très-légèrement écartés. On peut aussi se placer au fond d'une chambre après avoir fermé les volets de la fenêtre de façon à ne laisser entre eux qu'une étroite fente lumineuse.

cette fente un spectre assez pur auquel font suite deux ou trois autres spectres à la fois moins éclatants et moins bien définis. Nous vérifions expérimentalement de cette manière l'existence des spectres musculaires, mais il est nécessaire d'aller plus loin et de déterminer les modifications qu'amèneront, dans les spectres de diffraction, l'état de tension ou de relâchement du muscle.

Sur une grenouille immobilisée par la destruction de la moelle épinière, je découvre les muscles de la cuisse et, au moyen de la pince et des ciseaux, je sépare, sans le blesser, le couturier de la masse musculaire crurale après avoir sectionné son insertion inférieure. Le muscle est de la sorte isolé dans toute sa longueur. Je saisis ensuite d'une main la grenouille entière, de l'autre, le chef libre du couturier et j'observe, au travers de ce muscle horizontalement tendu au-devant de mon œil, une fente lumineuse pratiquée dans un écran ou ménagée entre les volets très-légèrement entre-ouverts d'une chambre noire. Supposons maintenant que le muscle soit artificiellement maintenu à l'état de moyenne extension, il donnera des spectres symétriques très-nets dont l'étendue sera facilement déterminable. Si j'augmente alors l'extension, la longueur des spectres diminuera, et simultanément ils se rapprocheront de la fente. Si je laisse, au contraire, le muscle revenir sur lui-même, les spectres deviendront plus étendus et ils s'éloigneront du bord de la fente lumineuse.

Ce premier résultat indique d'une manière certaine que, lorsque l'extension a été portée à son maximum, les traits obscurs du réseau musculaire, formés par les disques épais, se sont éloignés les uns des autres. Que dans le muscle revenu sur lui-même, ces disques se sont au contraire rapprochés. Mais il importe maintenant de voir comment se comporte le spectre musculaire dans le muscle qui se contracte normalement. Les alternatives d'extension et de re-

lâchement opérées par des moyens mécaniques sur ce muscle, même vivant encore, ne sauraient en effet remplacer la contraction elle-même.

Je vous ai montré déjà, Messieurs, que les muscles striés des batraciens conservent leur contractilité longtemps après avoir été retranchés du corps de l'animal. Nous allons utiliser cette propriété pour l'étude des modifications subies par le spectre musculaire au moment de la contraction. J'ai disposé sur une lame de liége, L, fixée à un support, S, et enduite d'une couche de cire d'Espagne afin d'obtenir une isolation parfaite, une borne B' échancrée à sa partie supérieure et recevant un fil E' communiquant avec le pôle négatif d'un appareil à courants interrompus. Sur une tige métallique, D, peut glisser une borne semblable, B, communiquant avec le pôle positif. Je vais maintenant enlever à une grenouille, avec précaution, le muscle couturier, en ayant soin de le détacher exactement au niveau de ses insertions tendineuses, de telle façon qu'aucun de ses faisceaux primitifs ne soit sectionné dans sa continuité. Je fixe le muscle entre les deux bornes, dans un état de moyenne extension (que j'obtiens facilement en faisant glisser d'un degré conve-

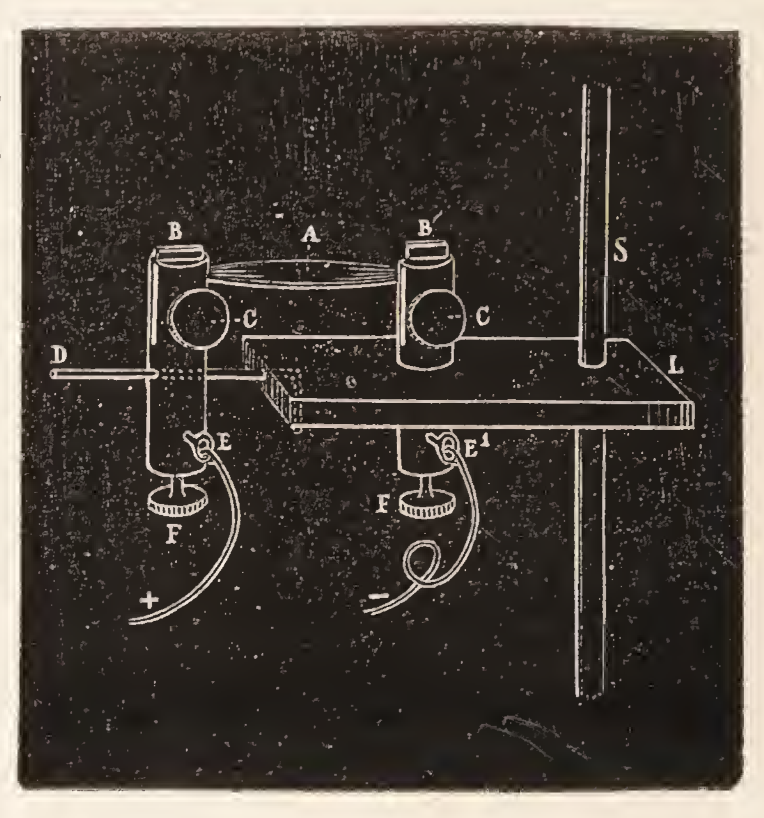


Fig. 20. — Appareil pour l'excitation d' un muscle teudu. S, support. L, lame de liége endu ite de cire d'Espagne portant la borne B', qui reçoit le fil négatif E ' — D. tige de fer portant la seconde borne B, qui reçoit le fil positif, E. A, Muscle couturier de la grenouille tendu entre les deux bornes. F F, vis de pression destinées à fixer les fils E E ' ; — C C, vis de pression destinées à maintenir les chefs du muscle entre les mors des deux bornes.

nable la borne mobile sur la barre, D, qui la soutient). Ce muscle est, comme vous le voyez, parfaitement intact ; il est maintenu, dans l'échancrure supérieure de chacune des bornes, par une vis de pression, C, qui ne porte que sur les portions tendineuses de ses deux chefs, et, cela par l'intermédiaire d'un tasseau de liége (*Fig. 5*). Il est donc protégé, sur le point même où il est serré, contre une compression trop inégale telle que celle qui résulterait de l'application immédiate de la pointe de la vis à sa surface.

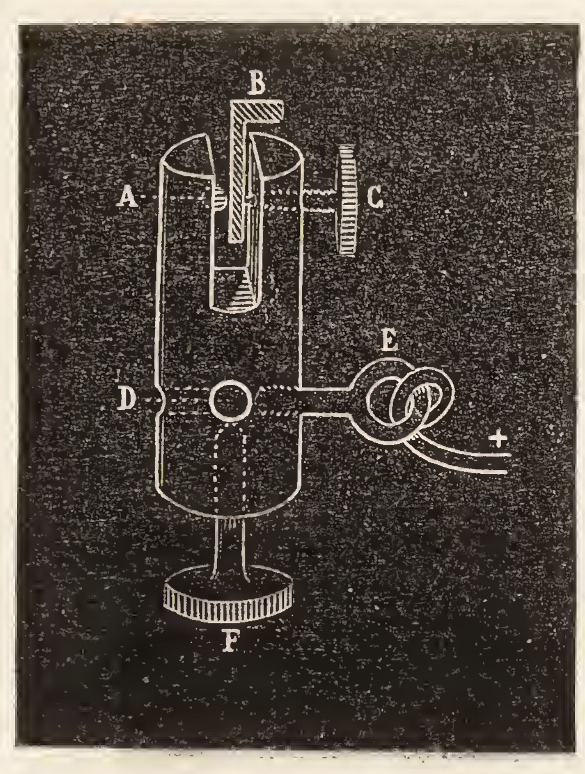


Fig. 21. — Détails d'une des bornes, A. coupe d'un des chefs du muscle tendu ; — B, tasseau de liége protecteur; C, vis de pression serrant le muscle; D, coupe de la tige métallique ; — E. insertion du fil conducteur.

Je dispose tout ce système, soutenu par un support, de telle façon que l'axe du couturier soit orienté perpendiculairement à la direction d'une fente lumineuse pratiquée dans un écran ou dans les volets qui ferment une chambre noire. Je me place ensuite derrière l'appareil pour observer, au travers du muscle, la fente lumineuse et les spectres qui la bordent. Vous voyez, Messieurs, qu'à l'aide d'un appareil ainsi disposé je puis non-seulement observer facilement les spectres, mais à volonté faire subir au couturier de la grenouille des excitations qui produiront, soit des secousses d'ouverture ou de rupture du courant, soit la tétanisation du muscle. Une seule secousse suffit pour faire contracter la masse musculaire simplement fixée dans l'état d'extension légère. Il est facile de voir alors le spectre s'élargir et s'éloigner de la fente. Le spectre musculaire existait avant le moment de la contraction. Il existe pendant

la durée très-brève de cette dernière, il subsiste encore après que le muscle est revenu au repos. *En aucun moment, il n'a cessé d'être visible, son étendue seule s'est modifiée.*

Parmi les objections nombreuses que l'on peut opposer à la théorie de l'inversion de la striation musculaire, imaginée par Merkel, ce fait occupe le premier rang. Vous vous rappelez en effet, Messieurs, que d'après la manière de voir de Merkel, au moment de la contraction, la disposition de la striation transversale de la substance musculaire est absolument changée ; de telle façon que si l'on considère les deux images successives du muscle à l'état de repos et du muscle contracté, ces deux images deviennent inverses

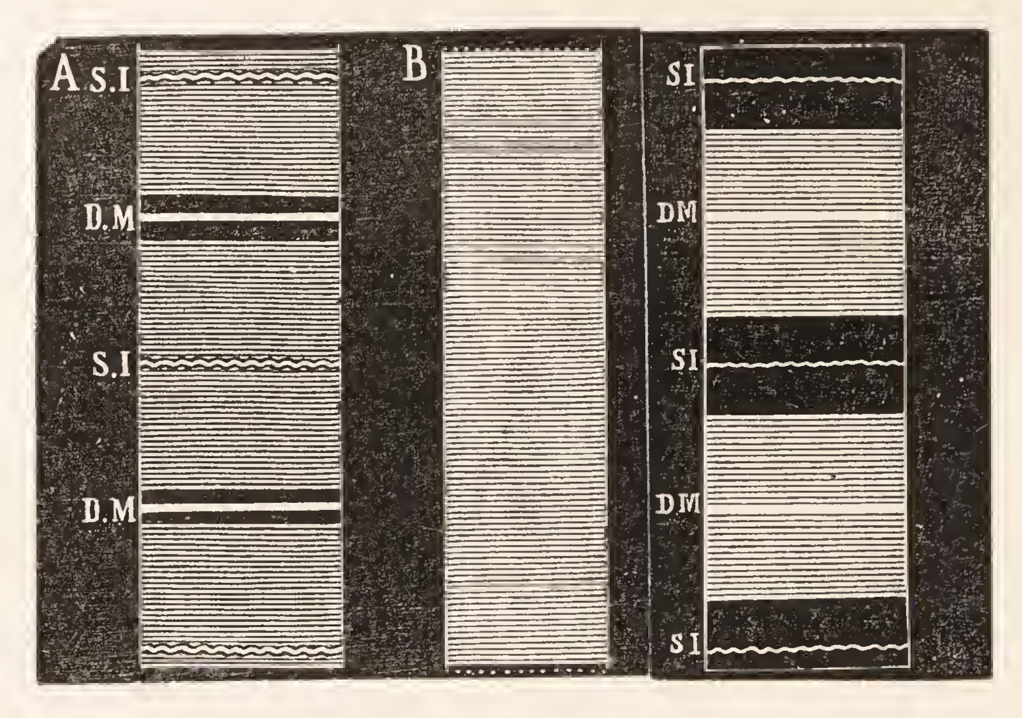


Fig. 22.—Schéma des 3 stades de la contraction d'après Merkel.—A, repos. B, stade intermédiaire — la dernière figure représente le stade d'Inversion. — S, Strie intermédiaire; D M, disque mince. — Les hachures parallèles figurent la substance contractile des disques épais.

l'une de l'autre. Bien plus, entre l'état de repos et l'état de contraction, Merkel admet un état particulier, *le stade intermédiaire* pendant lequel toute striation transversale disparaît. Vous comprendrez facilement que si ce stade existe, la striation disparaissant, le muscle cesse d'être optiquement un réseau parallèle, et qu'il doit cesser en même

temps de donner lieu à la production d'un spectre de diffraction. Nous venons de voir, au contraire, que l'existence du spectre est absolument continue, que les dimensions seules de ce dernier sont variables. Ce fait exclut donc nécessairement l'existence du stade intermédiaire admis par Merkel et vient fortement à l'encontre de sa théorie de l'inversion de la striation musculaire. (*Fig. 22*).

Nous pouvons même aller plus loin, et démontrer, par l'observation du spectre fourni par les muscles, que la contraction musculaire peut s'effectuer sans qu'il survienne aucun changement dans la striation transversale. Chacun sait, en effet, que les muscles ne se raccourcissent pas toujours lorsqu'ils se contractent. J'étends le bras et je place ainsi le biceps dans l'extension complète. Par un effort de volonté, je puis maintenant provoquer une contraction véritable dans ce muscle exactement tendu qui se durcit, comme le ferait tout muscle contracté, sans cependant se raccourcir. Que devient, dans un pareil cas, le spectre musculaire? Il est facile de le déterminer à l'aide du petit appareil qui vient de servir à la précédente expérience. Il nous est, en effet, possible de tendre exactement, sur la lame de liége, le couturier de la grenouille, et de provoquer ensuite sa contraction par une secousse de clôture ou d'ouverture. Observons le spectre dans ces conditions : *Avant, pendant, après la contraction, son étendue reste absolument la même.* Ceci revient à dire que le réseau musculaire est resté identique à lui-même pendant tout ce temps, ou encore que *la striation transversale n'a subi aucune modification appréciable.* Le même résultat est obtenu lorsqu'on fait contracter le couturier par une seule secousse, ou lorsqu'à l'aide d'excitations réitérées, on l'a tétanisé dans l'état d'extension. La seule conclusion à tirer d'un pareil fait est qu'il n'est nullement nécessaire qu'il survienne dans la striation musculaire, au moment de la contraction, un changement fondamental analogue à ceux imaginés par Merkel dans son

stade intermédiaire et dans son *stade d'inversion.* L'on n'objectera pas ici que l'action de l'électricité a fatigué le muscle, je l'excite de nouveau et il se contracte, démontrant par cela même la conservation de son énergie et de sa vitalité.

Messieurs, les expériences que je viens de répéter sous vos yeux,auraient un intérêt médiocre si elles étaient simplement destinées à battre en brèche une théorie. Elles ont une importance toute autre ; vous le reconnaîtrez lorsque nous discuterons, dans l'une des leçons prochaines, le mécanisme de la contraction musculaire. Mais avant d'aborder cette importante question je dois vous fournir encore quelques notions de chimie biologique sans lesquelles il vous serait difficile de bien comprendre les faits ultérieurs.

ONZIÈME LEÇON.

Sommaire. — La matière colorante des muscles striés est indépendante du sang contenu dans les réseaux vasculaires. — L'hémoglobine du sang et la matière colorante rouge des muscles sont deux substances identiques. — Spectre de l'hémoglobine du sang, identique à celui de l'hémoglobine du muscle : myospectroscope. — L'hémoglobine musculaire accumule l'oxygène dans la substance contractile : cette dernière réduit constamment l'hémoglobine. — Rôle de l'hémoglobine dans la contraction musculaire : Contraction des muscles pâles et des muscles rouges.

I.

Messieurs, la coloration rougeâtre de la chair musculaire a de tout temps attiré l'attention des anatomistes. On l'a crue d'abord produite par le sang contenu dans les vaisseaux des muscles. C'était là l'opinion de Boerhaâve et celle de Haller. Le premier, Bichat affirma que la coloration rouge du muscle était due à une matière propre analogue à celle du sang, en provenant peut-être, mais néanmoins distincte de cette dernière.

Il dit en effet que le sang « colore le tissu musculaire, » mais non, comme il semble d'abord, en circulant dans » ce tissu. La portion circulante ou libre n'y concourt que » peu. C'est la portion combinée avec le tissu musculaire, » celle qui concourt à sa nutrition, qui lui donne sa cou- » leur. » A l'appui de ses assertions, Bichat donna des preuves indirectes. Il avait remarqué que les fibres muscu-

laires des intestins et les fibres volontaires de certains animaux étaient pâles bien qu'il y eut du sang dans les vaisseaux, et que d'un autre côté, chez les animaux asphyxiés la substance colorante des muscles restait rouge tandis que le sang s'écoulait par jets noirs des artères musculaires. La matière colorante des muscles ne subissant pas, pendant l'asphyxie, les mêmes modifications que celle du sang, Bichat la sépara de cette dernière. Il l'en rapprocha cependant d'un autre côté en faisant voir que le muscle de la vie animale « exposé pendant quelque temps au contact de l'air ou de l'oxygène » voit devenir sa couleur rouge sensiblement plus brillante, semblable, en cela, à la matière colorante du sang, qui, dans les mêmes conditions devient rutilante.

Vous serez bientôt à même d'apprécier, Messieurs, la justesse de ces vues que les recherches de chimie biologique moderne ont pleinement corroborées. C'est ainsi que dans ces dernières années Kühne, faisant circuler dans les vaisseaux d'un animal un courant d'eau faiblement chargée de chlorure de sodium, montrait qu'au moment où le liquide s'écoule incolore par les veines, ne contenant plus aucun globule rouge, les masses musculaires ont conservé jusqu'à un certain point leur coloration. Je pourrais citer encore à ce propos une expérience analogue, que j'ai faite afin de bien montrer que la coloration des muscles rouges du lapin appartient à la substance musculaire elle-même, et non au sang qui circule dans les vaisseaux qui l'arrosent. Sur un lapin récemment sacrifié par hémorrhagie, j'adapte une canule dans le bout central de la carotide sectionnée, une autre cânule est placée dans le bout périphérique de la jugulaire également coupée. Je fais ensuite circuler, dans le système vasculaire de l'animal, et pendant plusieurs heures, un courant de sérum artificiel préparé selon la formule de M. Malassez.

Quand le liquide sortant par la jugulaire, examiné au mi-

croscope, ne contient plus aucun globule rouge, l'animal est ouvert, et l'on reconnaît que la teinte rose-pâle des muscles ordinaires est seulement affaiblie, et que la coloration beaucoup plus intense des muscles rouges a subsisté. Il existe donc bien, dans les muscles volontaires, une matière colorante leur appartenant en propre et combinée avec leur substance contractile. Mais quelle est cette matière ? Quelles analogies présente-t-elle avec la matière colorante des globules rouges du sang ? Pour répondre à cette question, il est nécessaire d'entrer maintenant dans quelques détails sur la substance qui donne aux globules sanguins leur couleur rouge.

La matière colorante des globules du sang n'est bien connue que depuis ces dernières années. Avant l'application de l'analyse spectrale à l'étude de ce composé, l'on en connaissait à peine les propriétés générales. Toute notion exacte faisait défaut. Cependant en 1851 et presque simultanément, Reichert et Funke firent avancer la question d'un pas en montrant qu'aux dépens de la matière colorante des globules rouges pouvaient se former des cristaux. Funke n'avait d'ailleurs indiqué, pour préparer la substance qu'il nommait *Hémato-cristalline,* que des procédés applicables à l'étude microscopique, mais non à l'analyse chimique faite en grand (1) et, bien qu'il eut montré l'existence de cette matière cristalline, non-seulement dans le sang veineux de la rate du cheval, mais encore dans le sang de l'homme, du chien, et de divers poissons, on ne la trouvait pas régulièrement, et l'on doutait par cela même de

(1) Pour obtenir l'*hémato-cristalline*, Funke place une goutte de sang sur une lame de verre, la recouvre d'une lamelle, et la laisse ensuite se dessécher lentement et incomplètement. A un certain moment, il ajoute un peu d'eau à la préparation. Il voit alors, au bout d'un temps variable, les globules se détruire, et leur contenu se transformer en cristaux. Funke. Ueber das Milzvenenblut, (Henle und Pfeufers *Zeitschr. f. ration. Med.*, 1851, Bd. I, p. 172, planche I).

son existence. Ce qui achevait d'amener la confusion, c'est encore que les formes des cristaux d'hémato-cristalline ne se rapportent pas, chez tous les animaux au même système cristallin. L'hémato-cristalline du chien, de l'homme, et de la plupart des mammifères carnivores, forme en effet des prismes rhomboïdaux, tandis que celle du cochon d'Inde forme des tétraèdres, celle du sang de l'écureuil des tables hexagonales, etc. De ces différences observées dans les formes affectées par les hémato-cristallines de provenance diverse, l'on avait même conclu que leur nature chimique n'était pas constante, et M. Ch. Robin allait jusqu'à considérer ce corps comme du phosphate de soude provenant du sérum et coloré par les globules dissous.

Toutes ces discussions cessèrent cependant, dès que Hoppe-Seyler eût soumis la matière colorante du sang à l'analyse spectroscopique. Il montra en effet que, quelle que soit sa forme cristalline, cette matière, que nous appellerons désormais avec lui l'*hémoglobine*, possède des propriétés optiques et chimiques constantes qui en font un corps parfaitement défini.

Il serait hors de propos de vous exposer ici les principes fondamentaux de l'analyse spectrale et la théorie du spectroscope. Je tiens seulement à vous faire voir que les muscles que nous étudions, par cela même qu'ils produisent, en agissant comme des réseaux parallèles, des spectres de diffraction très-nets, peuvent nous servir à construire un spectroscope très-simple à l'aide duquel nous pourrons faire à la fois l'analyse optique de l'hémoglobine du sang, et de la matière colorante propre des muscles.

Le couturier d'une grenouille suffit pour remplacer, dans l'appareil que j'ai nommé *myospectroscope*, le prisme d'Amici. Ce muscle, détaché de ses deux insertions extrêmes, est séparé avec précaution des masses musculaires qui l'entourent, enlevé, et fixé dans un état de moyenne

extension à l'aide d'épingles sur une plaque de liége. Il est ensuite séché dans une étuve dont la température ne doit pas dépasser 40°. Il convient alors de rendre bien planes et parallèles les deux faces du muscle. On y arrive en alézant, pour ainsi dire, soigneusement ces dernières à l'aide d'un scalpel bien tranchant. Le muscle est ensuite rendu transparent par la térébenthine ou l'essence de girofle, puis monté dans le baume de Canada ou la résine de Damar, de façon à ce que son grand axe soit bien parallèle aux bords de la lame de verre sur lequel il est placé. L'orientation des bords de cette lame à

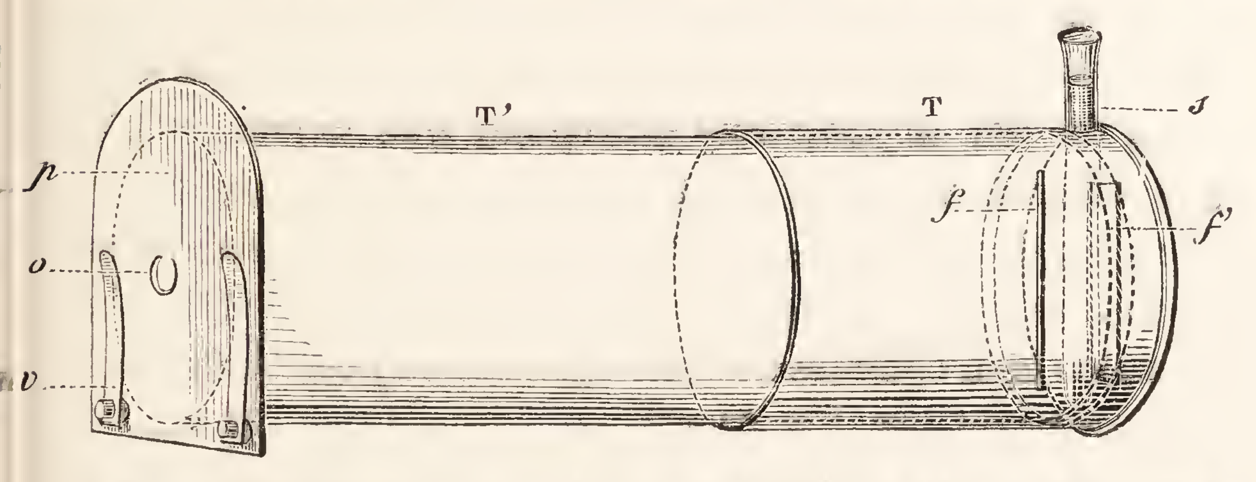


Fig. 23. — *Myospectroscope.* — *p*, platine sur laquelle on fixe la préparation à l'aide de valets V ; T', tube principal à une des extrémités duquel se trouve la fente *f* du spectroscope. T, Tube que l'on ajoute pour l'examen spectroscopique du sang, à l'extrémité libre duquel se trouve la fente *f'* dans laquelle est engagé le tube à analyses contenant la solution de sang.

l'égard de la fente, deviendra, par ce moyen, plus facile. En plaçant l'un des bords de cette lame perpendiculairement à la fente lumineuse, on aura disposé en effet convenablement les stries du réseau formées par la striation transversale du muscle.

Le reste de l'appareil consiste en un tube cylindrique T., de 4 centimètres de diamètre, et de 12 de longueur, noirci à l'intérieur, et muni, à l'une de ses extrémités, d'un diaphragme percé d'une fente linéaire et verticale. A son autre extrémité, le cylindre creux présente une ouverture ronde, pratiquée concentriquement à son axe de figure. Au devant de cette ouverture, est disposée une sorte de pla-

tine, analogue à celle des microscopes, et sur laquelle la préparation de grenouille, qui jouera le rôle de prisme, peut être orientée convenablement et fixée dans sa position à l'aide de valets. Cette préparation étant disposée, comme nous l'avons dit, de façon à ce que l'axe de figure du muscle soit placé perpendiculairement à celui de la fente lumineuse, l'on peut voir, en regardant à travers le trou, paraître à droite et à gauche de cette dernière, une série de spectres dont les plus internes sont nets et brillants.

Si maintenant, derrière la fente, je dispose un tube d'essai contenant une certaine quantité de sang étendu d'eau (1) et si je regarde à travers l'instrument dirigé soit vers la lumière d'une lampe, soit vers un point lumineux du ciel, je remarque facilement que le spectre n'est pas continu. Dans les portions jaune et verte se montrent deux bandes verticales noires, séparées l'une de l'autre par un espace égal à peu près à leur propre largeur. Ce sont les raies bien connues de l'hémoglobine oxygénée. Ces deux raies ont une situation identique, qu'il s'agisse du sang du chien, du cochon d'Inde ou de l'écureuil, qui cependant fournissent des cristaux qui ne sont point de même forme géométrique. La matière colorante de ces sangs divers jouit par conséquent de propriétés optiques identiques. Mais, dans cette expérience les globules ont été dissous par l'eau que l'on a ajoutée au sang défibriné. Je prends une goutte de sang d'un animal vivant, je la place sur une lame de verre et je la recouvre d'une lamelle, de façon à ce qu'elle soit étalée en couche mince, capable de laisser passer la lumière. La préparation, examinée au microscope, montre que les glo-

---

(1) Pour maintenir convenablement ce tube, ou tout autre objet dont l'on veut étudier la coloration par l'analyse spectrale, l'appareil est complété par un second tube glissant à frottement sur le premier et muni d'un diaphragme percé verticalement d'une large fente. Dans cette fente on peut engager le tube d'essai, contenant la solution colorée, ou bien y placer une membrane vivante dans laquelle circule le sang, telle que la membrane natatoire de la patte de la grenouille, fixée sur une mince lame de liége.

bules rouges, sauf quelques modifications de détail, ont subsisté. Cependant l'examen spectroscopique montra alors que les deux raies d'absorption sont restées absolument les mêmes que dans le cas précédent. Il résulte de ces faits que la matière colorante rouge du sang siége bien dans les globules. Une troisième modification de l'expérience va nous montrer que cette matière colorante n'est autre que l'hémato-cristalline elle-même.

Quelques centimètres cubes de sang de chien, défibriné par le battage, sont placés au fond d'un flacon. Nous ajoutons à ce liquide, goutte à goutte et en agitant de l'éther sulfurique, jusqu'à ce que le mélange devienne transparent. Abandonnons maintenant à lui-même ce liquide pendant quelques heures, il se prendra en masse. Enlevons avec la pointe d'un scalpel un fragment de la masse; dissocié sur une lame de verre et examiné au microscope, il se montrera composé de cristaux rhomboïdaux d'hémoglobine (Hémato-cristalline de Funke). Je dissous maintenant dans l'eau une certaine quantité de ces cristaux, et je place la solution, contenue dans un tube d'essai, derrière la fente lumineuse du myospectroscope. Les deux raies d'absorption de l'hémoglobine oxygénée n'ont pas varié.

Ceci revient à dire, Messieurs, que la matière colorante du sang est contenue dans les globules, et que les cristaux que l'on extrait de ces derniers, par la méthode que je viens de vous indiquer, ne sont autres que cette matière colorante elle-même, qui, subissant une simple modification moléculaire, a revêtu des formes géométriques précises. Nous connaissons donc actuellement l'hémoglobine du sang, et nous lui pouvons comparer la matière colorante qui teint en rouge plus ou moins foncé la substance contractile des muscles.

Cette matière colorante, comme l'a montré directement Kühne, paraît tout-à-fait identique à celle des globules rouges. Sur le lapin qui, tout à l'heure, nous a servi à dé-

montrer que la coloration des muscles est indépendante du sang, et dont le système vasculaire a été assez soigneusement lavé pour que l'on soit bien assuré qu'il ne contient plus de globules rouges, j'enlève un muscle quelconque ou préférablement un muscle rouge comme le demi tendineux ; je l'exprime légèrement dans du papier Joseph afin de le vider du peu de sérum artificiel qu'il renferme dans son épaisseur et qui, lui-même, pouvait contenir du sang ; je le coupe ensuite en lanières minces. Cela fait, je traite cette chair musculaire divisée par l'eau distillée, cette dernière se teint en rose fleur de pêcher au bout de quelque temps. Si maintenant j'examine la solution (filtrée) au spectroscope je vois immédiatement apparaître, dans la région déjà indiquée du spectre, les deux bandes d'absorption de l'hémoglobine, oxygénée, l'addition d'un corps réducteur tel que le sulfhydrate d'ammoniaque fait apparaître la bande unique de l'hémoglobine réduite. Enfin, les deux bandes de l'hémoglobine oxygénée reparaîtront si j'agite avec de l'air la solution aqueuse de matière colorante musculaire.

On pourrait déjà conclure avec vraisemblance, de ces faits, que cette matière n'est autre que l'hémoglobine, ou, qu'en d'autres termes, il existe une hémoglobine musculaire comme il existe une hémoglobine du sang. Il est vrai que cette hémoglobine n'a pu être obtenue encore à l'état cristallin. Cependant comme Kühne est arrivé, en chauffant le liquide de macération musculaire avec du sel marin, et en le traitant ensuite par l'acide acétique glacial, à reproduire les cristaux caractéristiques d'*hémine* (chlorhydrate d'hématine) que dans ces circonstances l'hémoglobine seule peut engendrer, nous admettrons que la matière colorante des muscles est identique avec celle des globules rouges du sang.

Nous sommes actuellement en droit de nous demander quel rôle joue l'hémoglobine musculaire dans la nutrition du muscle. Etudions, pour résoudre cette question, les mo-

difications subies par cette substance dans un fragment de muscle pris sur un animal vivant et séparé du courant sanguin. Une minime portion de chair musculaire de bœuf est légèrement dissociée sur une lame de verre ; la préparation est recouverte d'une lamelle sans addition d'aucun liquide. Les faisceaux primitifs sont entourés de vastes flaques d'air incluses dans la préparation bordée avec de la paraffine.

Un premier examen fait avec un microspectroscope révèle l'existence de deux bandes d'absorption distinctes dans la portion verte et jaune du spectre. L'hémoglobine musculaire est conséquemment oxygénée. Un nouvel examen pratiqué au bout de quelques minutes montre, au centre de la préparation, la bande unique de l'hémoglobine réduite, et les deux bandes de l'hémoglo-oxygénée distinctes sur ses bords. A l'œil nu la préparation est restée rouge au voisinage de l'air, et devenue verdâtre au centre. Que démontrent ces faits ? Ils concourent ce me semble à faire voir que l'hémoglobine combinée à la substance contractile des muscles striés est rapidement réduite par cette dernière, à moins qu'un nouvel apport d'oxygène ne vienne au fur et à mesure remplacer celui que le muscle lui soustrait continuellement, Dans la préparation que nous venons d'examiner, les choses ne se passent pas autrement. A sa partie centrale, le fragment de muscle dissocié est étroitement pris entre la lame et la lamelle. A sa périphérie il est baigné par des flaques d'air oxygéné. A mesure que l'hémoglobine est réduite, sur ce point, par les actions chimiques dont la substance musculaire est le théâtre, elle est oxygénée de nouveau par l'air ambiant et reste rouge. Mais laissez la préparation à elle-même dans la chambre humide pendant plusieurs jours, le muscle tout entier prendra une teinte verdâtre parce que tout l'oxygène de l'air inclus sous la lamelle lui aura été soustrait graduellement par l'hémoglobine musculaire.

Cette substance est en effet l'agent le plus actif de la respiration du muscle. Elle emmagasine l'oxygène dans la substance musculaire, et cet oxygène est utilisé au moment de la contraction. Cette dernière paraît entièrement subordonnée dans son mode au mode même d'oxygénation du muscle.

L'apport d'oxygène étant lui-même en rapport avec l'apport du sang artériel, on pourrait prévoir que, dans un muscle où ce liquide oxygéné coulerait, pendant que la contraction s'exécute, cette dernière se soutiendrait énergiquement et longtemps. Ce n'est pas là le cas des muscles striés ordinaires. On sait, en effet, qu'au moment même où un muscle se contracte, ses veines efférentes sont comprimées et que le sang ne se renouvelle plus dans son épaisseur.

Le muscle ne possède pendant la contraction d'autre source d'oxygène que le sang inclus dans sa masse ; aussi cette contraction est-elle à la fois brusque et courte, et, la réserve d'oxygène rapidement épuisée, le muscle revient à l'état de repos qui permet de nouveau l'afflux du sang oxygéné.

Mais tous les muscles striés, vous l'avez vu, ne présentent pas ce mode de contraction courte et brusque dont le type peut être fourni par les muscles blancs du lapin; d'autres muscles se contractent lentement et longtemps. Ces muscles montrent bien l'importance de l'hémoglobine musculaire. Pour une contraction longue, ils ont besoin d'une réserve considérable d'oxygène. Ils sont aussi comme surchargés d'hémoglobine. Ce sont les *muscles rouges,* ceux que nous avons décrits précédemment avec soin, et dont le type peut être pris dans le demi-tendineux du lapin. Vous verrez ultérieurement que l'oxygène est en outre apporté sans cesse à cette hémoglobine, même pendant la contraction, car le sang d'un muscle rouge, inversement à ce qui se passe dans un muscle blanc, baigne ce muscle contracté à peu près aussi complètement qu'il le fait pendant le repos.

DOUZIÈME LEÇON.

Sommaire. — Suite de l'étude chimique des muscles. — Suc propre des muscles ou plasma musculaire : Travaux de Kühne. Fibrine musculaire, ou myosine. Sérum musculaire. — Existence de la matière glycogène dans les muscles striés ; son existence dans les globules blancs contractiles ; les excroissances sarcodiques des globules blancs sont chargées de glycogène. — Etude de la roideur cadavérique. — Etude de la contractilité en général : Tous les éléments cellulaires contiennent en germe une contractilité larvée qui peut se développer dans certaines circonstances. Distinction entre la contractilité diffuse, commune à tous les éléments cellulaires, et la contractilité des éléments musculaires. Ces derniers sont assimilables à des appareils mécaniques qui utilisent la force dans un sens déterminé.

Messieurs,

Nous venons d'élucider une question de chimie biologique des plus importantes, à savoir l'existence, au sein du faisceau musculaire strié primitif, d'une substance identique à l'hémoglobine du sang. Mais cette substance n'est pas la seule, intéressant nos études, que contienne le tissu musculaire à contractions brusques. Quelques autres questions de chimie musculaire doivent vous être exposées encore, et vous reconnaîtrez bientôt que les connaissances préalables, que je me propose de vous faire maintenant acquérir, sont absolument indispensables à la pleine compréhension du sujet qui nous occupe.

La substance contractile des muscles striés n'est pas formée exclusivement de parties solides, aucun élément

anatomique n'est, du reste, dans ce cas. Elle renferme une matière liquide particulière qui constitue *le suc propre des muscles ou plasma musculaire,* étudié avec soin pour la première fois, par Liebig, il y a près de trente ans, mais dont surtout Kühne, dans ces dernières années, a déterminé expérimentalement les principaux caractères. Le plasma musculaire est une substance albuminoïde qui diffère sensiblement de ses similaires par la façon dont elle se comporte en présence de la chaleur. Elle se coagule, en effet, à une température relativement peu élevée, 45° centigrades. En se coagulant, elle détermine l'apparition de la rigidité musculaire. On voit alors le muscle, de translucide et de souple qu'il était, devenir légèrement opaque et rigide. Il s'est transformé en une masse demi-solide fixée dans sa forme ; c'est pourquoi il a cessé d'être souple et transparent. Les mêmes transformations se produisent, dans les muscles striés, peu de temps après la mort, et constituent le phénomène de la rigidité cadavérique, mais diverses causes modifient la rapidité de ce changement : l'action du froid la retarde. Ce retard est surtout marqué chez certains animaux à sang froid, tels que les grenouilles, dont les muscles arrivent à la rigidité cadavérique avec une lenteur extrême, et supportent en outre les basses températures sans cesser pour cela de vivre. Aussi sont-ils particulièrement propres à la préparation du plasma musculaire. Un muscle de grenouille, en effet, refroidi à — 6° ou — 7° et devenu dur et solide, puis aussitôt dégelé, donnera des contractions si on l'excite. Il n'a donc nullement cessé de vivre. En opérant sur lui, l'on opère sur un muscle vivant, au sein duquel il ne s'est encore passé aucun phénomène de dédoublement cadavérique, pouvant donner naissance à un produit liquide de formation *post-mortem.* Partant de ces données, Kühne fait congeler les muscles de la grenouille; lorsqu'ils sont solidifiés, il les coupe en tranches minces, et soumet la

pulpe musculaire ainsi produite, à l'action de la presse. Il s'écoule un liquide légèrement gommeux qui est recueilli, filtré à la température de 0°, et qui constitue le plasma musculaire proprement dit. Ce plasma se coagule à peu près de la même manière que celui du sang ; il se divise alors en un caillot formé d'une substance analogue à la fibrine, c'est la *fibrine musculaire* ou *myosine de Kühne*, et en *sérum musculaire* qui, à la température ordinaire, reste liquide à la manière du sérum du sang d'une saignée.

La myosine est si peu différente, au point de vue chimique, de la fibrine proprement dite, qu'on eût pu, sans inconvénient, lui conserver ce nom. Elle n'en diffère que par sa plus grande sensibilité en présence de certains réactifs, et parce qu'elle ne prend jamais l'aspect fibrillaire bien connu de la fibrine. Insoluble dans l'eau pure, elle est soluble dans l'eau salée contenant 10 0/0 de chlorure de sodium ; elle se comporte alors absolument dans ses réactions comme le plasma des muscles. Enfin, les solutions de myosine traitées par les acides étendus, tels que l'acide chlorhydrique à 1 p. 1,000, donnent naissance à un produit de transformation de la fibrine musculaire, la *syntonine*, qui en diffère surtout par ce fait que les solutions de sel marin ne la dissolvent pas.

Le *sérum musculaire*, neutre à 0°, devient rapidement acide à mesure que la température s'élève. Il renferme, d'après Kühne, plusieurs matières protéiques distinctes : entre autres une substance albuminoïde coagulable à 45° et une albumine analogue à celle du sérum sanguin, et se coagulant à 70°. Enfin, le sérum musculaire contient en outre de la créatine, de l'hypoxanthine, parfois de l'urée et de l'inosite ; ses cendres renferment des sels de potasse.

Il convient aussi de signaler l'existence, au sein du plasma musculaire, d'une substance qui n'a pas encore été chimiquement isolée, mais qu'on y a pu déceler par ses réactions, je veux ici parler du sucre. On sait que, du reste,

la substance glycogène existe dans les muscles d'embryons, accumulée autour des noyaux, et mêlée au protoplasma granuleux entourant ces derniers (Cl. Bernard). A mesure que s'opère la croissance des faisceaux musculaires primitifs, la substance glycogène se raréfie, mais on peut cependant démontrer l'existence d'une matière très-analogue dans les muscles striés des batraciens anoures. Je prends une grenouille adulte et je la plonge tout entière dans l'eau chauffée à + 55°. Elle entre presqu'immédiatement en rigidité et meurt. Au bout d'un quart d'heure ou de vingt minutes, elle est retirée de son bain d'eau chaude, les masses musculaires des cuisses sont mises à nu et soigneusement dissociées en leurs faisceaux primitifs. Si l'on a opéré avec précaution, en dissociant la masse musculaire de son insertion tendineuse à sa partie centrale, un certain nombre de faisceaux musculaires se montrent isolés entièrement, avec le tendon filiforme qui leur fait suite. Quelques-uns de ces faisceaux ont en outre éprouvé une disjonction particulière dans leur continuité ; la substance contractile s'est rétractée dans la gaîne formée par le sarcolemme, en se décollant, pour ainsi dire, de la capsule formée par le tendon à son origine. Il en résulte qu'il se produit alors, entre le tendon et l'extrémité rétractée du cylindre de substance musculaire, un espace limité latéralement par le sarcolemme qui reste relié au tendon. Dans cet espace se voit une substance amorphe, analogue au liquide musculaire coagulé, et qui, lorsque l'on traite la préparation par la solution iodo-iodurée ou par le sérum iodé, prend une coloration d'un rouge acajou, identique avec celle qui se montre lorsqu'on traite de la même façon tout élément anatomique chargé de substance glycogène.

La substance glycogène existe en effet, Messieurs, au sein de tous les éléments anatomiques doués de la propriété de se contracter. Les faisceaux musculaires striés, différenciés des autres éléments anatomiques, individuali-

sés et disposés tout spécialement pour la contraction, en contiennent une certaine quantité. Les cellules contractiles les moins différenciées, c'est-à-dire les globules blancs du sang et de la lymphe, en sont également pénétrées. Je place sur le porte objet chambre humide, une goutte du sang d'une grenouille, ou de la lymphe du même animal, recueillie dans un de ses sacs lymphatiques sous-cutanés. La préparation est simplement recouverte d'une lamelle. Vous pouvez voir les globules blancs, qu'elle contient, subir des déformations plus ou moins rapides, dues à leurs mouvements amiboïdes actifs. J'introduis maintenant sous la lamelle une goutte de sérum fortement iodé. Vous pourrez voir les cellules lymphatiques, à mesure qu'elles sont atteintes, ou peu après, revenir à la forme ronde et se colorer en jaune orangé. Ces modifications montrent qu'elles sont mortes. Si maintenant nous continuons l'observation, nous distinguerons ultérieurement certaines modifications secondaires survenant dans les cellules désormais immobiles. Des bords irrégulièrement arrondis de chacune d'entre elles, l'on voit partir des excroissances en forme de festons qui s'accroissent lentement et prennent l'apparence de boules. Ces boules sont translucides, hyalines, semblables à des gouttes de rosée ou de cristal. Sous l'influence de l'iode, contenu dans le liquide additionnel, elles deviennent violettes, ou se teignent ainsi que la cellule dont elles émanent, en brun d'acajou. Les excroissances que je viens de décrire, qui se produisent après la mort de la cellule et tout autour d'elle, comme un collier de perles, qui ne rentrent jamais dans la masse, en un mot, qui n'ont rien des pseudopodes poussés dans diverses directions par la cellule vivante, et qui ont reçu le nom d'*excroissances sarcodiques*, sont donc produites par l'écoulement, hors de l'élément contractile privé de vie, d'une substance gommeuse qui l'imprègne, et qui est chargée de glycogène.

Nous reviendrons plus loin, Messieurs, sur ces analogies

de composition existant entre les divers éléments anatomiques doués de la contractilité. Pour achever l'étude que nous avons entreprise, je dois maintenant vous indiquer les phénomènes qui se passent dans un faisceau musculaire qui a été rendu rigide et fixé dans sa forme par la raideur cadavérique. Vous savez actuellement que cette dernière tient à la coagulation de la myosine. Je vous ai dit d'autre part que la substance musculaire devient alors légèrement opaque, de tout-à-fait transparente qu'elle était pendant la vie. Attendez quelques heures, l'opacité du muscle mort aura disparu. Comment s'est-elle dissipée ?

Outre la myosine, l'hémoglobine musculaire, et les substances autres contenues dans le sérum du muscle vivant, l'on constate dans certaines circonstances la présence d'un acide libre, l'acide sarcolactique. Prenons un muscle au repos sur une grenouille vivante. Faisons passer dans sa masse une injection de sérum artificiel pour enlever entièrement le sang alcalin dont elle est chargée ; essayons ce muscle lavé, mais vivant, au papier de tournesol ; il est absolument neutre. Si maintenant il est artificiellement excité pendant longtemps, c'est-à-dire de manière à produire expérimentalement la *fatigue musculaire*, il prend une réaction nettement acide. Cette acidité paraît entièrement due à l'acide sarcolactique qui s'est produit.

Un phénomène analogue se passe dans les muscles atteints par la rigidité cadavérique. La myosine se coagule, le sérum musculaire est par cela même mis en liberté. La coagulation de la myosine détermine l'apparition d'une opacité légère. Ce premier résultat est facile à comprendre, la disparition de l'opacité des fibres musculaires ne l'est pas moins. Nous avons vu que le sérum musculaire, séparé de la myosine, de neutre qu'il était au début, devient graduellement acide. Il se charge, en effet, d'acide sarcolactique. Or, ce dernier agit sur le muscle, fixé dans sa forme par la rigidité, à la manière de tout acide faible ou dilué,

de l'acide acétique par exemple, qui rend translucides, en les gonflant, les faisceaux musculaires primitifs striés. On voit alors nettement les disques épais, les espaces clairs, les disques minces, et les stries longitudinales parallèles qui forment les lignes de démarcation des cylindres primitifs accolés. Ceci revient à dire que l'on peut obtenir de très-bonnes préparations des muscles striés d'un animal, le lapin par exemple, en le sacrifiant, en plaçant le muscle dont on veut examiner les fibres dans une situation telle qu'il demeure tendu au moment où se produit la rigidité, et en dissociant enfin ces mêmes fibres, sur une lame de verre, au bout de quelques heures. En modifiant légèrement l'expérience, on obtient un autre résultat intéressant. Un lapin est sacrifié par la section du bulbe, les muscles de la cuisse sont mis à nu, le droit interne est placé, pendant que l'animal est encore chaud et flasque, dans une extension moyenne. (Il est facile d'arriver à ce résultat en donnant au membre inférieur une attitude convenable, et en le maintenant fixé dans cette position.) Coupons maintenant en travers la moitié interne du muscle, par exemple ; dans sa portion sectionnée, ce muscle se rétracte en haut et en bas. Si nous laissons la rigidité cadavérique se produire, nous aurons de la sorte, dans le même muscle, une partie qui deviendra rigide, tendue, une partie qui deviendra rigide, rétractée. Au bout de quelques heures les préparations prises dans les deux portions offriront des aspects bien différents. Les faisceaux primitifs de la portion tendue se montreront admirablement striés en travers, ainsi qu'il a été dit plus haut. Ceux provenant de la portion rétractée se diviseront avec une extrême facilité en leurs cylindres primitifs et en fibrilles. Ce résultat est instructif et doit être expliqué, ce me semble, de la manière suivante. En se rétractant, la substance contractile des faisceaux primitifs s'élargit, comme le fait un fil élastique tendu dont on lâche les bouts et qui obéit à sa rétractilité. Les espaces

interfibrillaires deviennent ainsi plus larges. Au moment où la rigidité cadavérique se produit, la myosine se sépare du sérum musculaire, et va s'accumuler dans les espaces précités où elle se coagule. De la sorte, et par l'effet même de cette interposition, la dissociation, dans le sens longitudinal, de la substance musculaire, c'est-à-dire sa décomposition en fibrilles, est considérablement favorisée.

Les notions générales que nous possédons actuellement vont nous permettre, Messieurs, d'aborder enfin l'étude du difficile problème de la contractilité musculaire.

Nous devons cependant encore, auparavant, dire un mot de la contractilité considérée en elle-même, et non plus comme une propriété particulière des muscles, lisses ou striés. Vous avez vu déjà qu'un grand nombre d'éléments anatomiques sont contractiles ; les cellules lymphatiques, les épithéliums à cils vibratiles, ne sont point des muscles et présentent des mouvements. Je vais plus loin, et je crois que la contractilité, de même que l'excitabilité et la faculté de se nourrir, est une propriété commune à tous les éléments cellulaires qui composent les tissus des animaux. La cellule indifférente, le globule blanc du sang ou de la lymphe, possède ces trois principales propriétés diffuses dans sa masse, aucune ne paraît prédominante chez elle, et ne reçoit d'organes spéciaux. Les animaux inférieurs connus sous le nom d'amibes possèdent la constitution et les propriétés physiologiques des cellules lymphatiques ; mais à mesure que l'animal s'élève dans la série et devient plus parfait, la division du travail s'opère, chacun de ses éléments constitutifs n'est plus destiné à la fois à servir indistinctement d'organe à sa sensibilité, à sa nutritivité, à sa motricité. Les éléments spéciaux apparaissent certains, différenciés et individualisés en vue de présider à la motilité, se spécialisent dans ce sens : la contractilité devient leur propriété dominante, devant laquelle toutes les autres, restant dans leur germe et demeurant

plus obscures, semblent au premier abord disparaître. Inversement, la contractilité devient, pour ainsi dire, comme larvée dans certains éléments anatomiques individualisés dans un sens particulier. Pour prendre un exemple, rien ne paraît au premier abord plus dénué de contractilité qu'un segment interannulaire d'un tube nerveux à myéline. Ce segment n'est autre chose qu'une cellule profondément modifiée pour une fonction. Je puis cependant assurer que cette cellule contient, en germe, une contractilité que nous pouvons, à volonté, réveiller et rendre évidente. Un nerf mixte, tel que le sciatique du lapin est sectionné dans sa continuité. Son segment périphérique subit la dégénérescence wallérienne. Que se passe-t-il dans ce cas ? Vers le quatrième jour après la section, si vous dissociez, avec les précautions voulues, le segment périphérique du nerf sectionné, vous reconnaîtrez que chacun des tubes nerveux à moelle qui le composent a subi des modifications profondes. Le noyau du milieu des segments n'est plus unique. Il a produit, en se divisant, un grand nombre de noyaux nouveaux qui se sont répandus dans la masse protoplasmique granuleuse qui remplit la gaîne de Schwann, et qui a divisé mécaniquement la myéline en boules, et le cylindre-axe en fragments. Cette masse a donc bourgeonné de mille manières afin d'opérer cette section. De plus, les noyaux de nouvelle formation ne sont pas juxtaposés, ils sont séparés les uns des autres, subissant dans le protoplasma une sorte de cheminement. Ceci revient à dire que la masse protoplasmique est le siége d'actions motrices, qui peuvent agir de manière à transporter, d'un point à un autre, un corps immobile par lui-même comme l'est un noyau. C'est-à-dire encore, *à effectuer un travail mécanique*, ce qui suppose le mouvement. Ainsi la motricité, contenue en germe et comme cachée dans le segment interannulaire, a été restituée à cette cellule auparavant formée d'un noyau entouré d'un protoplasma desséché. Il a suffi

de la section du nerf pour rendre à ses éléments constitutifs individualisés leurs propriétés communes, et notamment la contractilité dont on n'y trouvait auparavant aucune trace.

Mais comment, dans la masse protoplasmique d'une amibe,ou d'une cellule indifférente telle qu'un globule blanc, la contractilité est-elle mise en jeu ? Si l'on excite mécaniquement l'amibe ou le rhizopode, leurs pseudopodes rentrent dans la masse de leur corps, qui se rétracte momentanément en prenant une forme arrondie. Quand, à l'aide d'une secousse d'induction, l'on excite l'amibe, le même résultat se produit. La contraction consiste donc ici dans le retour à la forme arrondie de la masse de protoplasma homogène qui constitue le corps de l'animal.

Si le faisceau musculaire strié était homogène dans toutes ses parties, il reviendrait, comme l'amibe, à la forme ronde en se contractant. Mais il est constitué par des éléments distincts les uns des autres, et disposés très-régulièrement dans une direction axiale commune. C'est seulement dans cette direction et non dans tous les sens qu'il se raccourcit lorsqu'il se contracte. Je ferai remarquer enfin que la fibre musculaire, avec sa structure très-complexe, ne peut plus être considérée comme un élément anatomique simple, dans lequel la contractilité serait seulement développée à un très-haut degré et dominante; cette fibre musculaire n'est plus en effet simplement contractile, c'est un élément cellulaire spécialisé pour un rôle mécanique complexe. La contractilité y est réglée et comme dirigée dans un sens déterminé. La contractilité, diffuse dans la masse d'une amibe, est comme la vapeur dont la force expansive se propage dans tous les sens; la contractilité d'un faisceau musculaire primitif, pour suivre la même comparaison, est une force utilisée dans un appareil spécial; comme la vapeur conduite dans le corps de pompe cylindrique d'une machine, pousse le piston dans l'axe de ce

cylindre, produisant un effet utile déterminé par le mécanisme, le raccourcissement du muscle strié dans le sens de l'axe de figure de ses faisceaux est le résultat de la disposition de la substance musculaire. La fibre musculaire devient, de cette manière, à l'inverse du protoplasma , non plus une *matière* mais un *instrument* contractile, disposé pour exécuter des actions mécaniques particulières, dans un sens prévu.

Nous étudierons, Messieurs, dans la prochaine leçon, la question de la contractilité musculaire sous une autre face, et j'essaierai de vous en donner une théorie plus acceptable que ne l'étaient les théories anciennes, que je vous ai longuement exposées en les discutant.

TREIZIÈME LEÇON.

Sommaire. — Nouvelle théorie de la contraction musculaire. — Exposé de la théorie d'Engelmann. — Phénomènes qui accompagnent la contraction chez les amibes et les globules blancs. — Le muscle strié est un appareil complexe, composé de parties contractiles et de parties jouant un simple rôle mécanique. Schéma du muscle au repos. Schéma du muscle contracté. La portion contractile du muscle strié est le disque épais; ce disque diminue de volume en se contractant. Il perd du liquide pendant sa contraction. — Les modifications subies par le muscle, au moment de sa contraction, ne sont pas des variations de volume, mais des variations dans la répartition des substances solides et liquides qui le composent : Démonstration de ce fait par l'examen d'un muscle fixé dans sa forme, pendant qu'il est tétanisé-tendu. (*2 mars 1876*.)

Messieurs,

Avant d'entrer dans l'étude du mécanisme intime de la contraction qui, je vous l'ai annoncé dans la dernière réunion, doit faire le sujet de la leçon présente, permettez-moi de jeter brièvement un regard en arrière, et de vous résumer, en quelques mots, la marche que nous avons suivie jusqu'ici. Nous avons étudié, dans leur ensemble, les muscles de la vie animale, c'est-à-dire ceux à contraction brusque et volontaire ; les détails de leur structure intime ont été décrits. Vous savez maintenant quels sont et la disposition, et les rapports réciproques de leurs parties constituantes : le sarcolemme, la substance contractile, les noyaux musculaires. Je vous ai fait ensuite passer en revue, et j'ai discuté devant vous les différentes théories de

la contraction qui se sont succédé dans la science. Vous les avez vues se modifier et varier à chaque détail nouveau, trouvé par les histologistes, dans la constitution intime de la substance contractile. La découverte du disque mince renverse d'emblée, et par la notion même du fait anatomique, les théories précédentes ; elle donne naissance à une théorie nouvelle, celle de la case musculaire. La découverte de la strie de Hensen, ou strie intermédiaire, agit de même à l'égard de la théorie de Krause, et la renverse à son tour ; elle fait surgir la théorie de l'inversion de la striation pendant la contraction du muscle, calquée pour ainsi dire sur l'anatomie de la substance musculaire telle qu'on la connaissait au moment où cette théorie s'est produite. Mais vous avez reconnu avec moi facilement, à la suite de l'analyse histologique exacte que nous avons opérée des faisceaux musculaires striés des ailes et des pattes des insectes, que la théorie de Merkel ne peut subsister, puisque le fait primordial qui lui sert d'appui, l'inversion de la striation de la substance musculaire pendant la contraction, n'existe pas. Seule la théorie de Brücke résistait ; je vous ai fait voir qu'elle n'était pas mieux appuyée par les faits que les précédentes, et que, sous peine d'admettre l'existence de *disdiaclastes* dans une foule de tissus non contractiles, il fallait absolument renoncer à cette conception, d'ailleurs toute de raison et idéale. Je ne retiendrai actuellement qu'un fait, constaté, vous vous en souvenez, à l'aide de la lumière polarisée, c'est que les fibres élastiques ne jouissent pas de la double réfraction. Elles sont au contraire isotropes. L'application de cette donnée expérimentale sera faite au cours de l'exposé qui va suivre, c'est pourquoi j'attire en ce moment, Messieurs, votre attention sur ce détail.

A côté des théories que nous avons précédemment exposées et discutées, j'en dois actuellement ranger une dernière, qui n'est point venue en son lieu pour cette sim-

ple raison qu'elle est toute récente. Cette théorie est contenue dans une note accompagnée de figures photographiées, dont l'auteur, M. le professeur Engelmann (d'Utrecht), m'a fait l'envoi seulement ces jours derniers. Elle est fondée sur les modifications subies par la substance musculaire des faisceaux primitifs des muscles des pattes des insectes, lorsqu'ils sont parcourus par une onde de contraction. Vous avez vu précédemment dans quelles conditions de semblables ondes se manifestent; je ne reviendrai pas aujourd'hui sur mes explications antérieures. Au moment où l'onde se produit dans le faisceau primitif, M. Engelmann la fixe dans sa forme, et la surprend pour ainsi dire au passage en laissant tomber sur la préparation une goutte de solution aqueuse d'acide osmique. L'on peut dès lors faire la photographie microscopique de l'onde ainsi fixée, et arrêtée dans son mouvement avec la forme exacte qu'elle possédait au moment même où elle a pris naissance. Sur de pareilles préparations et de pareilles images, M. Engelmann a reconnu qu'au moment de la contraction, il ne se produit aucune inversion de la striation de la substance musculaire. Il admet, en outre, que les modifications survenues portent simplement sur les dimensions des parties contractiles. La substance biréfringente, celle des disques épais et minces, par conséquent, serait la seule, pour M. Engelmann, qui fût douée de la propriété de se contracter et qui subît des modifications de forme et de volume au niveau de l'onde. Ces modifications consisteraient dans une augmentation notable du volume des parties biréfringentes, augmentation qu'il s'agit maintenant d'expliquer par une théorie. Or, M. Engelmann admet, sur ces données, que les parties biréfringentes d'un muscle contracté, doivent simplement l'accroissement de leur volume à l'absorption d'une portion de l'eau contenue dans le plasma musculaire ambiant. Cette absorption d'eau, vous le concevez, Messieurs, n'est nullement jusqu'ici démontrée, l'auteur de la

théorie l'admet par induction. Très-probablement aussi il admet que les parties anisotropes de la substance musculaire, c'est-à-dire les espaces clairs, contiennent dans le muscle au repos une abondante quantité de liquide, et comme on voit les bandes claires disparaître plus ou moins complétement dans l'onde de contraction, il conclut que la majeure partie de l'eau qu'elles renfermaient a passé dans les disques biréfringents.

Je me contenterai pour le moment, Messieurs, de vous exposer cette nouvelle théorie sans la discuter. La discussion viendra du reste dans peu d'instants, et se fera surtout par la comparaison des idées qui précèdent avec les faits qui vont suivre. Ces faits sont ceux-là mêmes sur lesquels j'ai fondé la théorie de la contraction que j'ai conçue, et que je dois maintenant, à la fois exposer et établir.

Cette théorie, comme la plupart de celles qui se sont successivement produites dans la science, est fondée d'une part sur des idées générales et de l'autre sur une hypothèse particulière. Je dois donc premièrement vous exposer et ces idées et l'hypothèse qui en découle. Une fois admise, cette hypothèse nous permettra de construire un *schème*, ou figure idéale du muscle considéré dans ses deux états extrêmes de relâchement et de contraction. Enfin, la comparaison des faits observés et des modifications successives du schème qui leur correspondent à chacun, nous apprendront si, oui ou non, notre conception peut s'adapter à tous les cas particuliers, et en donner une explication plausible. En adoptant cette méthode d'exposition, nous suivrons d'un côté l'ordre logique, de l'autre nous ferons véritablement l'épreuve de la théorie. Une théorie, exprimée dans sa généralité, doit en effet, sans cesser d'être logique, rester dans tous les cas applicable aux faits particuliers, et en donner l'explication conforme à l'hypothèse qui lui sert de base.

Dans la seconde partie de la leçon précédente, je vous ai

surabondamment démontré, je pense, que la contractilité proprement dite n'est nullement l'apanage exclusif du faisceau musculaire strié, non plus que de la fibre musculaire lisse à contractions lentes et involontaires. Vous avez vu que les cellules épithéliales à cils vibratiles, que les cellulesindifférentes qui constituent les globules blancs du sang et de la lymphe, sont animées de mouvements et conséquemment contractiles.

Je vous ai fait voir, en outre, que tous les éléments anatomiques de nature cellulaire sont doués d'une contractilité, en quelque sorte diffuse au sein de leur masse protoplasmique ; que chez certains éléments, individualisés et spécialisés dans ce sens, la contractilité est progressivement développée et pour ainsi dire *cultivée* , jusqu'à devenir le caractère dominant de l'élément anatomique, qui prend alors le nom d'élément contractile, parce qu'il semble au premier abord que toutes ses propriétés vitales, hors la motilité, soient affaiblies et obscurcies en faveur du rôle prédominant de cette dernière. En même temps que cette propriété se développe dans les cellules destinées à devenir des muscles, je vous ai dit qu'une organisation particulière s'édifie, dans l'élément, pour exécuter les fonctions spéciales auxquelles il est appelé, c'est dire, en d'autres termes, que l'organe se modèle pour sa fonction, et que, tandis que, chez l'amibe ou le globule blanc, la contractilité, propriété générale, n'a d'autre instrument d'exécution que la masse protoplasmique (organe commun à toutes les propriétés vitales de la cellule), dans la cellule musculaire, la contractilité trouve, pour agir d'une manière active et prédominante, un mécanisme préparé. Pour prendre, dans cet ordre d'idées, l'exemple le plus élevé et le plus frappant, je vous dirai, messieurs, que dans le faisceau primitif des muscles à contraction brusque, c'est la substance musculaire, composée de disques alternativement épais et minces, et de bandes d'une subs-

tance mono-réfringente, disposée d'une façon pour ainsi dire géométrique, emmagasinant l'hémoglobine, le glycogène, etc., qui me paraît être l'*instrument* préparé pour l'exécution d'un des modes particuliers de la contractilité, la *contraction brusque et volontaire*. Il devient dès lors naturel de penser que, dans un pareil système, organisé à la façon d'une machine capable d'un travail mécanique, et fonctionnant à dire vrai comme tel, nous devrons supposer l'exis-

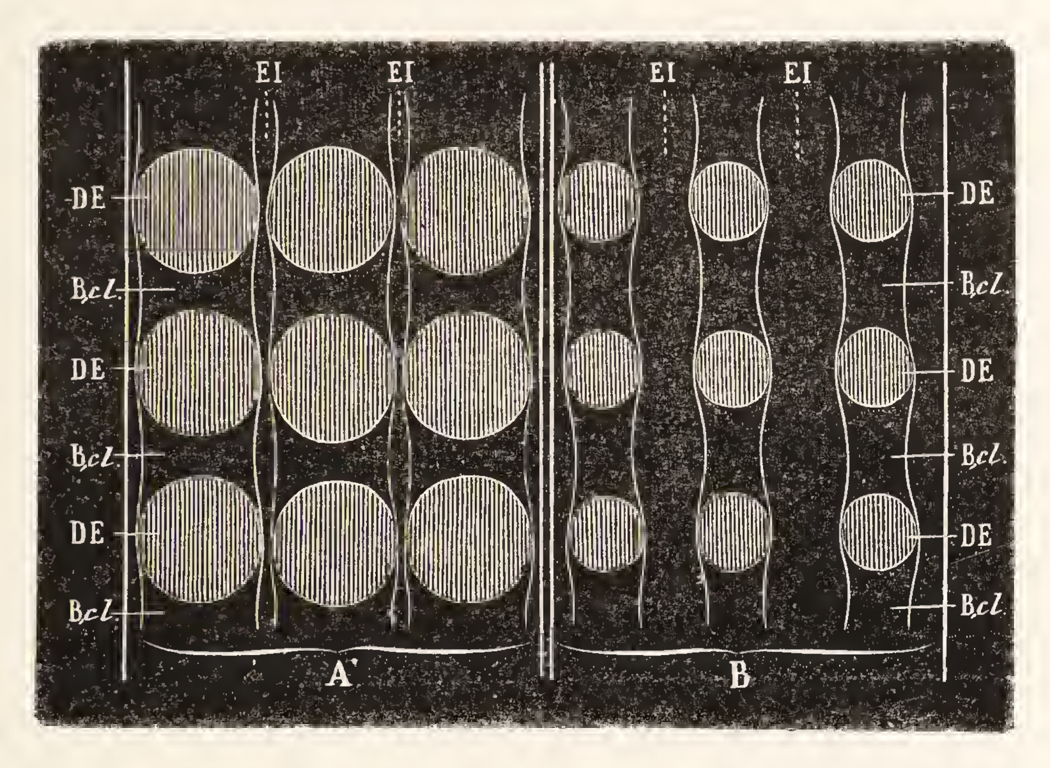


Fig. 24. — A, schéma d'un faisceau primitif strié au repos. — DF. disques épais figurés par des sphères. — B *cl*, bandes claires. — EI, espaces interfibrillaires. — B, schéma du même faisceau supposé contracté et maintenu en extension (mêmes indications).

tence de deux sortes de parties ; les unes engendrant la force motrice, les autres la distribuant et l'utilisant régulièrement. Ceci revient à dire que nous y devrons trouver : 1° des parties *contractiles* ; 2° des parties jouant dans l'ensemble un rôle purement mécanique. Voilà notre hypothèse.

Nous allons essayer maintenant de construire, sur ces données, une figure idéale du muscle à l'état de repos qui nous servira de schème, et à laquelle nous ferons subir des modifications pour expliquer la contraction. Je suppose, *à*

priori, que les disques épais sont, dans la substance contractile, les seules parties capables de modification active, c'est-à-dire de mouvement. Dans la figure, 29 (A), je les représente par des sphères (DE, DE) séparées latéralement par de très-minimes espaces (EI) représentant les espaces interfibrillaires qui dessinent à peine, dans un muscle relâché, la striation longitudinale. Je les suppose en outre reliés dans le sens longitudinal par des bandes claires (B cl) que je considère comme jouant un rôle purement mécanique, et comme douées d'élasticité (1). Je néglige à dessein le disque mince, dont j'expliquerai plus tard les fonctions, et la signification morphologique.

Dans un pareil système, que se passera-t-il au moment où se produira la contraction ? Et tout d'abord, que se passe-t-il dans un élément qui subit une contraction énergique sous l'influence d'une décharge d'induction, dans un globule blanc de la lymphe ou du sang, ou dans une amibe par exemple? Vous vous souvenez, Messieurs, que l'on voit alors les pseudopodes rentrer dans la masse protoplasmique et l'élément entier reprendre la forme ronde.

La cellule ainsi contractée a-t-elle éprouvé une diminution de volume ? Les moyens d'investigation que nous possédons aujourd'hui ne nous permettent pas de le reconnaître. Nous supposerons néanmoins, dans notre schème modifié par la contraction, que chacune des sphères (DE), représentant le disque épais, revient sur elle-même et devient plus petite.

Sa diminution de volume dont bientôt nous établirons la réalité, s'effectue, selon moi, en vertu de ce fait, qu'elle abandonne, au moment où elle se contracte, une partie du

---

(1) Cette dernière hypothèse est rendue au moins vraisemblable par ce fait, que nous avons rappelé au début de cette leçon, que la substance jaune élastique est mono-réfringente, comme le sont les bandes claires dans un faisceau musculaire primitif.

liquide qui la gonflait. Ce liquide mis de la sorte en liberté s'épanche dans l'intervalle que laissent entre elles les sphères rétractées, et se répand dans les espaces interfibrillaires et dans les bandes claires. (*Fig. 29*) (B) EI, B cl.

Ainsi, dans mon hypothèse, et contrairement à la manière de voir de M. Engelmann, je suppose qu'en se contractant, les disques épais d'un muscle strié, loin d'absorber de l'eau, en perdent une certaine quantité qui se répand dans les bandes claires qui les relient et dans les espaces interfibrillaires qui les séparent. Nous allons maintenant discuter cette théorie en la soumettant à l'épreuve des faits. Et tout d'abord elle repose sur un certain nombre d'assertions qu'il s'agit avant tout d'établir, sous peine de voir le schème, que nous avons construit, être primitivement entaché de fausseté. Nous avons, en effet, supposé : 1° qu'au moment où la contraction a lieu les disques épais diminuent de volume ; 2° qu'un liquide s'est échappé de leur masse et s'est répandu dans leurs intervalles ; 3° enfin la théorie suppose l'existence des fibrilles musculaires, c'est-à-dire, en d'autres termes, que l'union des disques épais entre eux est plus solide dans le sens longitudinal que dans le sens transversal.

Cette dernière assertion, vous le concevez facilement, Messieurs, est de toutes la moins difficile à établir. Vous savez, en effet, que, dans un faisceau primitif d'un muscle vivant, il est toujours impossible d'obtenir la décomposition en disques (1). Tout au contraire, dans certains muscles tels que ceux des ailes des insectes, la substance musculaire est normalement, et pendant la vie, séparée en cylindres

(1) On ne saurait objecter ici que lorsqu'on fait congeler un fragment de muscle de cochon d'Inde et que l'on y pratique des coupes, ces dernières dissociées sur la lame de verre, montrent des faisceaux primitifs dont la substance s'est décomposée en disques. A l'inverse de ceux de la grenouille, les muscles des animaux à sang chaud *sont tués* par la congélation ; ils ne se contractent plus lorsqu'on les dégèle.

primitifs, ou en fibrilles qui sont unies entre elles, par une soudure latérale tellement peu résistante, qu'elles se séparent les unes des autres, vivantes encore, quand on les agite légèrement, sur la lame de verre, dans une goutte de la lymphe de l'animal.

Nous devons maintenant nous demander quels sont, au point de vue purement physique, les phénomènes qui se passent dans le muscle, au moment même de la contraction. Nous avons, en effet, supposé que les parties véritablement contractiles (les disques épais), perdent une certaine quantité de liquide au moment où ils diminuent de volume. Que devient ce liquide ? Y a-t-il un véritable départ de plasma musculaire; et le muscle contracté perd-il à la fois une fraction de son volume et de son poids ? Y a-t-il au contraire, simplement, un changement brusque dans la répartition des liquides et des solides au sein du faisceau primitif ? Nous allons examiner successivement ces deux hypothèses.

Les physiologistes anciens, Swammerdam, Glisson, Carlisle, admettaient que le muscle diminue de volume en se contractant. Cependant, dès 1791, Blane, plaçant dans un bain de liquide des fragments de muscle dont il observait ensuite la contraction sous l'eau, et mesurant la hauteur du liquide, avant, pendant, et après la contraction, avait constaté que cette hauteur restait invariable. Ceci revient à dire que le volume du muscle ne subissait, dans ces conditions, aucune variation. Inversement MM. Prévost et Dumas, Ermann, Weber, et enfin Valentin, constatèrent au moment de la contraction, une légère diminution dans le volume du muscle, coïncidant avec une augmentation aussi très-légère de sa densité. Tout récemment M. Marey, reprenant cette question, a été conduit à confirmer pleinement l'assertion de Blane. Je suis moi-même arrivé à un résultat identique, et, pour faire plus profondément pénétrer la conviction dans vos esprits, je vais répéter l'expérience devant vous.

Je prends une grenouille vivante. Je la plonge dans un grand cristallisoir rempli d'eau salée à $\frac{1}{200}$, et, opérant sous le liquide, je la prépare à la manière de Galvani. Cette première opération a pour but d'éviter l'introduction de l'air, au moment de leur section, dans les veines de l'animal (1). L'air est vous le savez éminemment compressible, et, en outre, chassé des veines au moment de la contraction de la masse musculaire, il ferait perdre à cette dernière une petite partie de son volume. Un grand flacon, à large ouverture, est ensuite rempli d'eau salée à 1 p. 200, bouillie, et exactement à la température de la chambre. Nous préparons enfin un bouchon traversé dans son milieu par un tube capillaire (un tube de thermomètre convient parfaitement pour cet objet.) De chaque côté de ce tube, le bouchon est traversé par deux fils métalliques entourés de gutta-percha, excepté à leurs extrémités recourbées en crochet.

La grenouille est suspendue aux deux crochets par ses nerfs lombaires, et disposée de telle façon qu'en s'écartant, ses pattes ne puissent pas butter contre la paroi du flacon qui la contient. Ce dernier est bouché soigneusement de manière à éviter qu'il y reste la moindre bulle d'air. L'eau monte dans le tube capillaire qui traverse le bouchon et constitue un index d'une telle sensibilité qu'il suffit de toucher le verre du bocal pour que la dilatation des parois du vase, portées à une température un peu supérieure à celle de l'air ambiant, détermine un mouvement descendant de l'index liquide. Ces précautions prises, je fais communiquer les deux pôles d'un appareil d'induction avec les extrémités supérieures des tiges métalliques; les membres

(1) C'est pour cette raison que Weber, dans ses expériences, après avoir préparé la grenouille à la manière de Galvani, la plaçait sous le récipient de la machine pneumatique et faisait le vide. Procédé moins rigoureux que celui que j'indique ici.

de la grenouille se contractent, et vous pouvez constater avec moi que le niveau de l'eau contenue dans le tube capillaire indicateur ne subit pas la moindre variation. Le volume des muscles de la grenouille, au moment de la contraction de ces derniers, n'a donc subi aucune diminution appréciable.

Si le système formé par une masse musculaire qui se contracte, ne subit, à ce moment, aucune diminution dans la totalité de son volume, il n'en résulte pas pour cela que la répartition des solides et des liquides dans ce système ne subisse alors aucune modification. Mais il est malaisé de constater ces dernières, si elles existent, par le simple examen d'un faisceau musculaire primitif qui se contracte.

Si, en effet, l'on observe, sur un muscle de la patte de l'hydrophile, les changements survenus au niveau d'une onde de contraction, l'on remarque simplement, qu'au niveau de cette onde, le faisceau musculaire augmente en largeur tandis que la longueur des disques épais paraît diminuer. Il serait même difficile de dire si, dans son entier, le disque épais subit une diminution de volume. Il y a là une difficulté insurmontable d'observation, et qu'il faut simplement tourner sans essayer plus longtemps de la vaincre de front.

J'appelle maintenant toute votre attention, Messieurs, car nous arrivons, ici même, au nœud de la question qui nous occupe. Je vous ai montré, dans l'une des leçons précédentes, qu'un muscle peut être contracté sans être pour cela raccourci. J'ai invoqué, à ce propos, cette expérience très-simple et que chacun peut faire sur lui-même, à savoir, contracter son propre biceps en maintenant le bras étendu. J'exécute en ce moment cette opération et je sens mon biceps se durcir sous ma main. A propos du spectre des muscles, j'ai produit l'excitation et la contraction d'un couturier de grenouille, exactement tendu entre deux bornes métalliques. Vous avez déjà suivi les expé-

riences que j'ai faites avec ce muscle tétanisé à l'état de tension parfaite. Je vous avouerai, Messieurs, que j'ai été depuis lors tenté d'aller plus loin, et d'examiner au microscope un muscle tendu et contracté. Mais j'ai dû renoncer à faire cette étude sur le muscle vivant à cause des difficultés que présente l'observation dans ces conditions. Cependant, ici encore, j'ai cherché à tourner la difficulté et je crois y être arrivé en fixant dans sa forme, d'une manière instantanée, le muscle tendu et tétanisé que j'ai pu préparer ultérieurement et examiner ensuite à loisir.

Pour cela, je me suis servi de l'acide osmique, qui, ainsi que je vous l'ai déjà dit, fixe instantanément dans leur forme les éléments anatomiques, au moment même où il arrive à leur contact. J'ai voulu le faire parvenir en grande masse, et tout autour des faisceaux musculaires tendus et contractés, afin qu'ils fussent véritablement surpris par le réactif, en un même moment et dans toutes leurs parties. Je prends une grenouille vivante et je mets à nu ses muscles couturiers, droit et gauche. L'animal est mis et maintenu dans une attitude telle, que les deux muscles sur lesquels je vais agir soient exactement et fortement tendus. J'introduis maintenant dans la masse du couturier droit, au niveau de son insertion supérieure, un fil métallique allant au pôle positif d'un appareil d'induction donnant environ 40 à 50 interruptions par minute. L'autre électrode est fixé à la canule d'or d'une seringue de Pravaz, remplie d'une solution d'acide osmique, et que je tiens à la main. J'enfonce la canule dans la masse musculaire et aussitôt le muscle reçoit des excitations fréquemment renouvelées. Il se contracte d'abord, puis, au bout de peu d'instants, il est tétanisé sans cesser d'être tendu. Poussons maintenant l'injection interstitielle ; le liquide se répand tout autour de chaque faisceau primitif, à la fois tendu et tétanisé, et l'acide osmique le fixe dans sa forme exacte.

Actuellement, et sur le couturier gauche, exactement

tendu, je fais une injection interstitielle avec la même solution d'acide osmique. Je fixe ainsi dans leur forme les faisceaux primitifs du muscle placé simplement dans l'extension parfaite. Nous pouvons dès lors faire des préparations des deux muscles, et les comparer entre elles.

Dans le couturier gauche, *fixé tendu*, la striation transversale est magnifiquement accusée. Les disques épais, les bandes claires, les disques minces, se succèdent avec une régularité et une netteté parfaites. Mais, la striation longitudinale est si peu marquée, qu'à l'aide d'un grossissement de 400 à 600 diamètres, c'est à peine si on peut la distinguer.

Si l'image de la striation, fournie par le couturier droit *fixé tétanisé-tendu*, est identique à celle du muscle que nous venons d'examiner, vous comprenez facilement, Messieurs, qu'il en faudra conclure que la contraction se produisant dans un muscle tendu ne détermine au sein de sa substance striée aucune modification. Mais, si le contraire a lieu, nous trouverons dans cette image la clé des variations amenées dans la substance musculaire par le phénomène même de la contraction. Or, vous pouvez voir vous-mêmes que l'image de la striation du muscle tétanisé dans l'extension est bien différente de celle que nous venons d'examiner dans le couturier gauche. La striation transversale n'est plus ici régulière, les bandes claires sont considérablement agrandies. La striation longitudinale est si accusée, qu'entre chacun des disques épais prismatiques, formant par leur réunion une même bande transversale, on voit des lignes claires qui les isolent les uns des autres et les séparent nettement. La bande transversale obscure semble formée par une série de bâtonnets, entre lesquels existent des lignes brillantes, dessinant la striation longitudinale d'une façon vraiment admirable.

Vous comprenez actuellement, Messieurs, qu'en tétanisant un muscle tendu, et en l'examinant fixé dans sa

forme, nous avons tourné la difficulté qui nous arrêtait. Vous voyez que la contraction amène dans la substance musculaire des changements remarquables, et portant principalement sur la répartition de ses éléments constitutifs. La prochaine leçon sera consacrée à l'étude exacte et à la recherche de la signification précise de ces changements.

QUATORZIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — Suite de l'étude du muscle fixé tétanisé-tendu. Diminution du volume des disques épais, augmentation du diamètre des espaces inter-fibrillaires et des bandes claires. Ces dernières modifications plus manifestes chez le muscle rouge que chez le muscle blanc. — En se contractant, les disques épais tendent à revenir à la forme sphérique. Les cellules contractiles se comportent de la même façon, de sorte que le retour à la forme sphérique paraît être la tendance générale des éléments anatomiques qui se contractent. — Conditions de production des ondes de contraction. L'onde ne se produit pas dans les muscles qui se contractent normalement. — Résumé du schéma du muscle. La fibrille est formée de disques épais contractiles et d'espaces clairs ou bandes claires élastiques, disposés en série alternantc. — Rôle des espaces clairs en tant que doués d'élasticité. Elasticité musculaire. Elle transforme la contraction brusque et instantanée en force constante et augmente son effet utile : Schéma du rôle de l'élasticité musculaire. — Rôle des disques minces : Ils adhèrent au sarcolemme. Ils paraissent destinés à unir, dans le sens transversal, les fibrilles juxtaposées du faisceau. (*7 mars 1876.*)

Messieurs,

Nous savons actuellement que le phénomène de la contraction amène, au sein de la substance musculaire striée du faisceau primitif, des changements considérables. Etudions maintenant ces changements de plus près, sur des préparations régulières et persistantes. Le muscle tétanisé tendu, fixé dans sa forme par l'action instantanée de l'acide osmique, est détaché de ses insertions ; toutes les parties touchées par le réactif sont rigides, ne subissent plus, pendant les manipulations ultérieures, la moindre

rétraction, et présentent une coloration brune qui indique l'étendue des limites de l'injection interstitielle. Dissocions maintenant ce muscle dans l'eau, et divisons-le, à l'aide de la pince et des aiguilles, en ses faisceaux primitifs. Ces derniers seront examinés, soit dans l'eau, soit dans la glycérine. On obtiendra de cette manière des préparations qui, recouvertes d'une lamelle, bordées avec de la parafine et scellées ensuite avec de la cire d'Espagne, resteront indéfiniment persistantes.

Ainsi que je vous l'ai dit dans la dernière leçon, les disques épais, dans le muscle simplement fixé tendu, ne sont point séparés en prismes distincts, et restent tellement rapprochés les uns et les autres, dans le sens transversal, qu'ils forment, par leur réunion, une bande obscure à peu près homogène allant d'un bord à l'autre du faisceau primitif. Au contraire, dans le muscle fixé tandis qu'il était tétanisé tendu, chacun des disques épais est vu isolément, séparé du disque épais latéralement adjacent, par une bande claire. Ainsi, la striation longitudinale paraît exagérée dans de semblables préparations. Les phénomènes sont encore plus accusés si, au lieu de faire l'expérience sur des muscles blancs, on agit sur des muscles rouges du lapin, par exemple. Dans le muscle rouge tétanisé tendu, les disques épais sont éloignés les uns des autres, dans le sens latéral, et de plus ils ont tellement diminué de hauteur, que cette dernière devient sensiblement égale à celle du disque mince, assez large vous le savez, dans les muscles rouges, mais dont les dimensions longitudinales n'atteignent jamais, dans l'état de repos, la hauteur des disques épais. Si, de plus, l'on compare, au point de vue de leurs diamètres transversaux, les faisceaux primitifs de deux muscles homologues d'un même animal, l'un fixé simplement tendu, l'autre fixé tendu et contracté, l'on constate un fait intéressant, à savoir, que la largeur des fibres musculaires contractées n'a nullement diminué. Elle est au contraire égale à celle

des fibres musculaires que l'on a fixées tendues. Cela revient à dire que le changement opéré dans la substance musculaire par l'effet de la contraction a été tout intérieur. Il a consisté seulement en des modifications dans les rapports des particules intra-fasciculaires, sans plus faire varier le volume de la fibre entière qu'il ne fait, nous l'avons vu, varier celui du muscle entier. Si maintenant nous examinons, à l'aide d'un objectif à grand angle d'ouverture, ou d'une lentille à immersion, les préparations de muscle tétanisé tendu, nous constatons de plus que, non-seulement les dimensions réciproques des disques minces et des bandes claires ont subi des variations, mais encore que la figure même de ces disques s'est modifiée.

Au lieu d'affecter la forme de bâtonnets ou de prismes allongés longitudinalement et à faces latérales rectilignes, les disques épais sont devenus convexes en leur milieu. La fibrille musculaire revêt, en vertu de cette modification, un aspect moniliforme.

Les disques épais se sont rapprochés de la forme sphérique autant que pouvaient le faire des particules reliées entre elles, dans le sens longitudinal, par une substance unissante tenace, et qui ne leur permet pas de revenir absolument à la forme ronde.

Je vous ai dit déjà, Messieurs, que ce retour à la forme sphérique se produit constamment dans les éléments cellulaires qui sont tétanisés. J'ai disposé sur la platine de ce microscope un porte-objet électrique, consistant en une lame de verre recouverte de deux lames d'étain, laissant entre elles un minime intervalle et communiquant par des fils métalliques avec les pôles d'un appareil d'induction. Entre les deux lames d'étain j'ai déposé une goutte de lymphe de la grenouille et je l'ai recouverte d'une lamelle. Vous pouvez voir les globules blancs animés de mouvements amiboïdes. Je fais maintenant passer le cou-

rant, en donnant, soit une seule secousse très forte, soit une série de secousses répétées à courts intervalles, c'est-à-dire en série tétanisante.

La première secousse ne paraît avoir aucune action sur les globules blancs ; ils continuent à se mouvoir régulièrement. Au bout de cinq secousses un certain nombre de prolongements amiboïdes se rétractent, et rentrent dans la masse de l'élément. A la sixième secousse, toutes les cellules sont redevenues sphériques. Si nous arrêtons ici l'expérience elles se remettront bientôt à se mouvoir, mais si, au contraire, nous continuons l'excitation, nous les frapperons de mort, elles garderont indéfiniment la forme ronde, restant d'abord grenues, puis devenant peu à peu translucides, ce qui permettra de voir en leur milieu un noyau bizarre de forme et présentant des bourgeons. Il est probable que cette apparition du noyau s'effectue en vertu de modifications cadavériques, survenues dans la masse de l'élément, et qui pourraient n'être pas sans analogie avec celles qui se produisent dans un faisceau musculaire atteint par la rigidité cadavérique.

Ainsi donc, de même que le globule blanc qui se contracte, le disque épais des muscles striés tend à revenir à la forme ronde au moment où il est modifié par la contraction. Mais ici une question se présente : nous avons observé la contraction dans les muscles striés des mammifères, sans y rien rencontrer qui rappelle les phénomènes que nous avons autrefois observés dans les muscles des pattes des insectes, séparés de leurs insertions, placés dans leur propre plasma ou dans l'albumine de l'œuf, et que nous avons vus spontanément parcourus par des ondes. Est-ce à dire que, dans le muscle se contractant en place, tandis qu'il est relié à ses tendons extrêmes et qu'il est excité artificiellement, les ondes de contraction ne se produisent pas ? Aeby, qui a si bien étudié l'onde musculaire que ce phénomène intéressant porte son nom, avait déjà

fait remarquer qu'il ne se produit jamais, ni sous l'influence de la volonté, ni sous l'influence de l'excitation du nerf moteur que commande le muscle, mais seulement spontanément. Comme nous venons de constater, d'autre part, que les muscles tendus fixés par l'osmium au moment où ils étaient contractés ne contiennent pas d'ondes, il paraît naturel d'inférer de ce fait que, de deux choses l'une, ou l'onde d'Aeby n'est qu'un phénomène étranger à la contraction régulière du faisceau musculaire primitif, ou que l'acide osmique ne la saisit pas au passage, et ne la fixe pas dans sa forme. Or, nous savons, Messieurs, que le contraire a lieu et qu'il est facile d'arrêter, sur un point de son parcours, une onde musculaire par l'action brusque et instantanée de l'acide osmique. Nous devons donc chercher une tout autre explication.

Nous avons jusqu'ici, Messieurs, toujours observé les ondes de contraction sur les muscles d'insectes séparés de leurs insertions. Reproduisons cette première condition sur le muscle couturier d'une grenouille. Je découvre le couturier, je coupe son insertion inférieure ; il se rétracte énergiquement. Je vais actuellement tétaniser ce muscle revenu sur lui-même. Il est fixé, *contracté et rétracté* par l'acide osmique. Dissocions-le maintenant, et faisons l'examen de ses faisceaux primitifs. Tous ou presque tous présentent des ondes de contraction analogues à celles qui se produisent sur les muscles des insectes, isolés et examinés vivants, dans leur propre plasma. Ces ondes sont de toutes les formes, les unes figurent une zone étroite qui embrasse le faisceau primitif sur un point, comme le ferait un anneau, d'autres se continuent à une assez grande distance, le long de la fibre ,en décrivant des zigzags qui leur donnent une apparence hélicoïde ou serpentine.

Que conclure de pareils faits ? Evidemment que l'onde musculaire est un cas très-particulier de la contraction, que la condition expérimentale qui lui permet de se

produire, c'est-à-dire l'isolement complet des fibres musculaires, ne se réalise jamais dans un muscle qui reste tendu, et se contracte régulièrement. Nous conclurons de là qu'il est moins naturel de chercher le mécanisme intime de la contraction dans l'onde musculaire, phénomène tout-à-fait anormal, que dans les conditions expérimentales que nous avons créées, en tétanisant un muscle tendu, en le fixant instantanément dans sa forme, et en examinant ensuite les modifications que la contraction lui a imprimées.

En résumé, Messieurs, vous voyez que notre théorie, soumise à un contrôle rigoureux, n'a pas cessé jusqu'ici d'être logique. Nous en avons vérifié expérimentalement les bases principales. Nous avons vu que, dans un muscle contracté, les disques épais diminuent de volume, les bandes claires et les espaces interfibrillaires s'agrandissent, absolument comme nous l'avions supposé dans le schéma.

Comme, au moment de la contraction, le muscle ne perd rien de son poids ni de son volume totaux, et que ceux des disques épais diminuent au contraire, il faut absolument qu'il soit sorti quelque chose de ces disques épais. J'ai supposé qu'il s'agissait du départ d'un liquide qui, exprimé de la substance contractile, se répand dans son voisinage, et dont, conséquemment, la répartition seule est modifiée au sein du faisceau musculaire primitif. Cette hypothèse est corroborée par l'élargissement des espaces interfibrillaires qui sont comme gorgés d'une substance translucide, évidemment formée par le plasma musculaire, et qui est liquide pendant la vie; la théorie se vérifie donc, ici, de point en point. Mais un certain nombre de questions de détail restent encore à élucider et, parmi elles, le rôle joué, dans la contraction, par les espaces clairs et les disques minces, me paraît devoir être placé au premier rang, et étudié en premier lieu.

Lorsqu'un muscle est entièrement revenu sur lui-même, les espaces clairs, alternant avec les disques épais, et

contenant en leur milieu les disques minces, s'amoindrissent considérablement. Ils deviennent linéaires ou même s'effacent presque absolument. Sur un muscle tendu, au contraire, ils se développent et se montrent sous forme de bandes transparentes assez larges. Si l'on tétanise ce muscle tendu, la largeur des bandes claires s'exagère encore. Il n'en serait plus ainsi si l'on faisait contracter le muscle revenu sur lui-même. Les espaces clairs s'effaceraient, dans ce cas, presque complétement. Mais de ce seul fait qu'ils sont agrandis, au moment de la contraction, dans un muscle tétanisé tendu, l'on peut conclure, je pense, qu'ils ne jouent nullement, dans la contraction, le rôle que leur avaient attribué successivement les théories de Krause et d'Engelmann.

Dans ces deux théories, en effet, les espaces clairs disparaissent au moment où la contraction s'opère; soit parce que le liquide musculaire gagne les parties latérales de la case (Krause) soit parce que les disques épais absorbent instantanément l'eau contenue dans les espaces clairs (Engelmann). Or, de deux choses l'une : si les théories sont exactes, les bandes claires devront s'effacer ou s'amoindrir au moment de la contraction ; si cet amoindrissement ne s'effectue pas, il suit que les deux théories sont erronées.

La fonction des espaces clairs, formés de substance isotrope, m'a paru toute différente. Au moment où le muscle se contracte, ils semblent jouer un rôle purement passif. Quand ce muscle revient sur lui-même, obéissant à sa rétractilité, les bandes claires diminuent de hauteur comme le feraient des bandes élastiques qu'on aurait cessé de maintenir tendues par leurs extrémités. Ces parties, selon moi, ne sont nullement aptes à se contracter, mais elles entrent dans le mécanisme du faisceau musculaire strié, en qualité d'agents destinés à venir en aide à la force engendrée par les parties contractiles, à augmenter son rendement, et à concourir de la sorte à l'accroissement de l'effet utile.

L'existence des espaces clairs répond donc à un perfectionnement de la machine constituée par l'ensemble du faisceau primitif strié. Pour prendre une comparaison, ils jouent un rôle analogue à celui du volant qui, dans les machines, permet d'utiliser la force produite, en l'emmagasinant pour la restituer ensuite d'une manière régulière.

C'est aussi par leur élasticité qu'agissent les bandes claires. Isotropes comme les fibres et les réseaux du tissu jaune élastique, développées par la tension, elles reviennent sur elles-mêmes dès qu'elle a cessé de se produire, comme des corps doués d'une élasticité parfaite. Leur agrandissement au moment de la contraction, sur le muscle tendu, est tout-à-fait momentané.

Elles reprennent, aussitôt, après leurs dimensions premières. Nous sommes donc fondés à admettre que les fibrilles élémentaires sont formées de disques épais contractiles et de bandes claires élastiques interposées entre eux et les reliant. De telle sorte que la force motrice, de courte durée, engendrée par la contraction des disques épais, agit sur les deux extrémités du faisceau primitif, et, conséquemment, sur la masse à mouvoir, par l'intermédiaire de corps élastiques.

Cette condition est éminemment favorable, ainsi que l'a démontré M. Marey, à l'utilisation de la force produite par la contraction musculaire. L'élasticité du muscle, en effet, empêche que cette force ne vienne se perdre dans les masses à mouvoir, dont les moments d'inertie sont considérables, et capables d'épuiser, en une série de chocs, l'action instantanée de la contraction musculaire. L'interposition des parties élastiques, au contraire, transformant la force de courte durée qui se produit dans chaque fibre en une force continue capable de développer un travail utile, augmente considérablement le rendement du système. C'est ce que l'on peut, d'ailleurs, aisément démontrer par un appa-

reil simple, imaginé par M. Marey, et qu'il appelle le *schéma du rôle de l'élasticité musculaire.*

Cet appareil est constitué comme suit : un support solidement établi (*Fig. 25*) supporte une sorte de fléau rectiligne *ab*, à bras égaux ; à l'un des bras est suspendue une sphère métallique d'un poids assez considérable P, à l'autre es attachée par un fil de lin, inextensible et peu élastique,

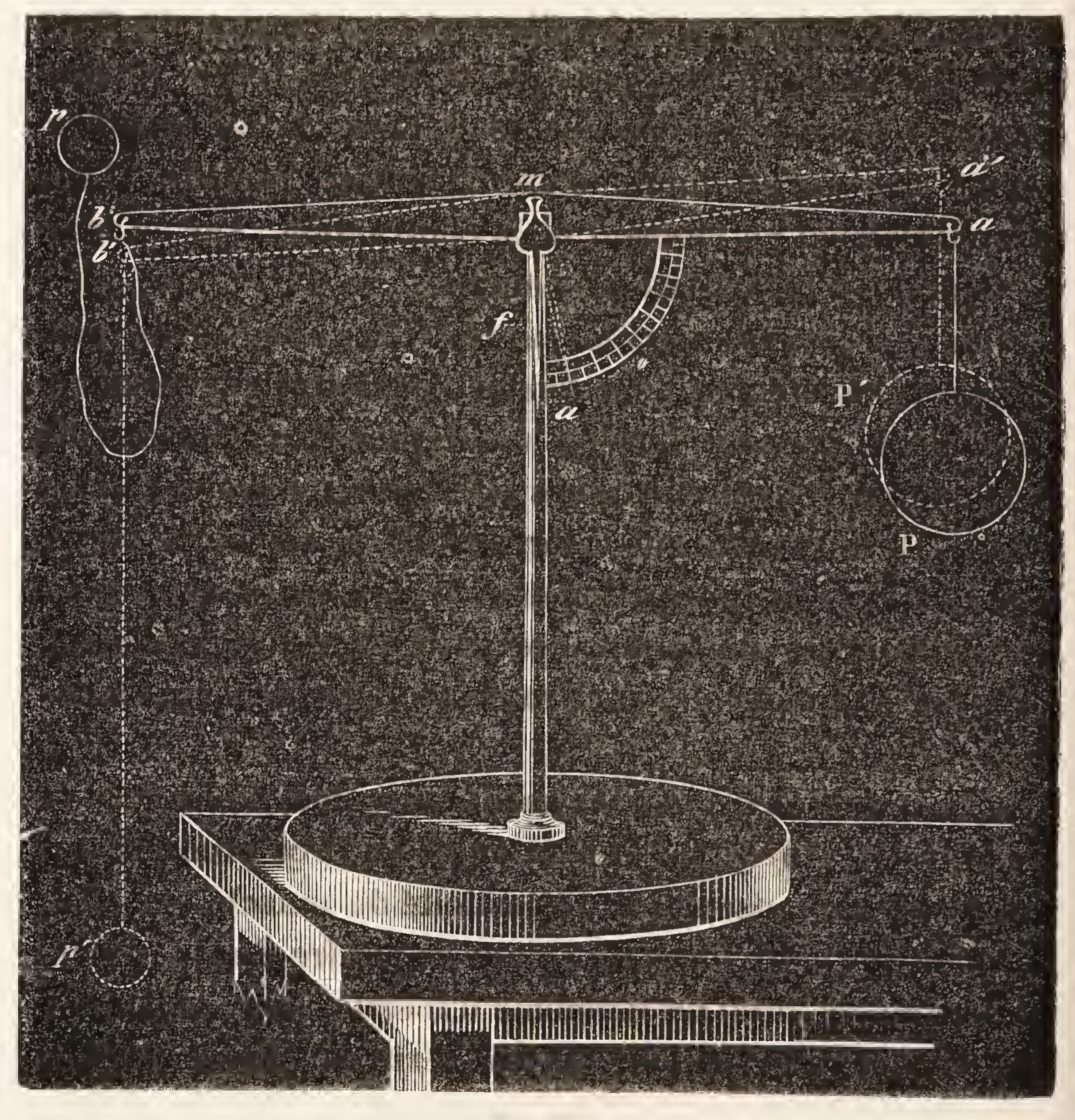


Fig. 25.

une sphère *p* plus petite et par suite plus légère. Au centre de mouvement du fléau (*m*) est un encliquetage très-mobile qui le retient dans la position horizontale bien que les poids *p* et P ne soient pas égaux. Cet encliquetage permet,

si l'on appuie à l'extrémité *a* du fléau, de soulever la sphère P plus ou moins haut, il la maintient alors dans cette nouvelle position ; une aiguille *f* parcourant un quart de cercle indique le degré de la déviation.

Si, maintenant, le fléau étant horizontal comme dans la position indiquée par *ab* sur la figure, l'on fait tomber la balle d'assez haut pour qu'en tendant la ficelle qui la retient, elle développe une force capable de vaincre l'inertie de la sphère et de la soulever d'une certaine quantité, un travail sera accompli, et son effet utile indiqué sur le cadran, car l'encliquetage retiendra le fléau dans sa position nouvelle, et l'aiguille marquera sur le cadran l'intensité de la déviation (α).

Cela posé, et le poids *p* étant attaché à un fil peu extensible, comme il a été dit, et long d'un mètre, laissons tomber ce poids de la hauteur du fléau de l'appareil ; la corde se tend avec bruit, l'on entend comme un choc, mais le fléau reste immobile. Laissons tomber le poids *p* d'une hauteur double, le choc est encore plus bruyant, mais la sphère n'est point soulevée. Substituons maintenant une bandelette de caoutchouc au fil de lin qui supporte *p*, et recommençons l'expérience. Dès qu'en tombant la balle *a tendu* sa ficelle, le fléau s'incline sensiblement, et s'élevant par degrés, arrive enfin à une nouvelle position *a'b'*, où il est fixé par l'encliquetage. Un travail moteur a donc été produit, dans ce second cas, sous l'influence de la même force vive qui, tout à l'heure, s'éteignait dans un choc et se transformait, sans résultat utile, en chaleur ou en détérioration des pièces de l'appareil.

De la même façon, dans le muscle, la force vive développée au moment où la contraction brusque prend naissance, au lieu de s'adresser immédiatement aux masses qu'elle doit mouvoir, s'emmagasine dans les parties élastiques, c'est-à-dire dans les bandes claires ; elles les distend, et ces dernières les restituent sous forme de force

continue, agissant par degrés sur les résistances, de manière à les vaincre et à produire un effet utile maximum.

Cette élasticité des muscles qui, nous venons de le reconnaître, paraît jouer un si grand rôle dans le mécanisme de leur contraction, a depuis longtemps préoccupé les physiologistes. Schwann, Volkmann, Weber, Donders, l'ont étudiée et ils ont cherché à en mesurer l'intensité. Weber, comparant le muscle relâché au muscle contracté, constata même ce fait singulier et paradoxal en apparence, que le muscle en contraction s'allonge beaucoup plus que le muscle relâché si on le charge d'un même poids. Mais M. Marey a fait voir depuis lors qu'il est facile de donner au fait signalé par Weber une interprétation tout autre, et il a démontré que la longueur *absolue* que prend un muscle sous une certaine charge est toujours plus grande pendant le repos que pendant l'activité.

J'arrive actuellement au rôle des disques minces. Ces disques sont, vous le savez, anisotropes comme les disques épais, et les auteurs qui considéraient les parties biréfringentes de la substance musculaire comme douées de contractilité, devaient leur faire jouer un rôle actif dans le mécanisme de la contraction. Je ne pense pas, Messieurs, qu'il en soit ainsi ; et tout d'abord je vous ai montré antérieurement que bien des éléments anatomiques sont anisotropes, sans être pour cela contractiles. De plus, les disques minces, examinés comparativement dans deux muscles homologues, l'un fixé simplement tendu, l'autre fixé par l'osmium tendu et contracté, ne subissent aucune modification appréciable dans leurs dimensions comparatives. Ils ne se comportent donc nullement, au moment de la contraction, comme les disques épais qui reviennent alors sur eux-mêmes. Inversement ils suivent toutes les modifications éprouvées par la bande claire, et sont vraisemblablement élastiques comme elle. Pour ces motifs, je suis conduit à penser que les disques minces jouent purement et simple-

ment, dans le faisceau musculaire strié, le rôle de pièces de charpente, en d'autres termes, qu'ils font partie du mécanisme sur lequel agit la force engendrée par la contraction, mais qu'ils ne sont point eux-mêmes contractiles. Ils semblent n'être autre chose que des agents d'union. Ainsi qu'Amici l'avait indiqué, c'est, en effet, à leur niveau seulement que les fibrilles élémentaires paraissent reliées les unes aux autres, dans le sens transversal. L'étranglement du faisceau tout entier au niveau du disque mince, se produisant au moment même de la contraction, corrobore encore cette manière de voir. Enfin, ce qui concourt de plus à démontrer que le disque est une cloison transversale tendue en travers de l'espace clair, et assurant, dans cette direction, la solidarité des fibrilles élémentaires, c'est son adhérence au sarcolemme. Un fragment minime d'un muscle fixé dans sa forme par l'alcool à 36° (de Cartier) est isolé, coloré fortement à l'aide de l'hématoxiline, et dissocié sans grande précaution. Sur un certain nombre de faisceaux primitifs, le sarcolemme sera déchiré irrégulièrement ou fendu longitudinalement comme une gaîne ouverte, et ses lambeaux se montreront rabattus à droite et à gauche. Sur certains de ces lambeaux l'on pourra voir l'empreinte du disque mince se poursuivre sur le sarcolemme, sous forme d'une ligne granuleuse colorée par le réactif.

Telles me paraissent être, Messieurs, les principales fonctions des différentes parties qui forment par leur réunion la substance contractile des muscles striés. Mais je n'ai pas terminé ici l'analyse de cette substance, considérée au point de vue de l'anatomie générale, et je continuerai à l'étudier avec vous dans les leçons qui vont suivre.

QUINZIÈME LEÇON.

Sommaire.— I. Du rôle des échanges dans la contraction musculaire.— La rapidité de ces échanges est proportionnelle à la surface présentée par les éléments contractiles. Raison de la division de la substance musculaire en disques superposés de petit volume. La structure du muscle strié n'est pas en rapport avec la contraction considérée en elle-même, mais avec le *mode brusque* de la contraction. — II. Rôle des parties élastiques dans le faisceau musculaire strié : Plus un muscle est riche en parties élastiques, plus son temps perdu (retard du mouvement sur l'excitation) est considérable. — III. Etude graphique de la contraction musculaire : Historique sommaire, appareils enregistreurs, petit myographe de l'auteur : Description de l'appareil. — Secousse musculaire. Secousse de rupture plus grande que celle de clôture : l'amplitude décroît par la fatigue, la durée de la secousse augmente : ce résultat est dû à l'affaiblissement de la contractilité, l'élasticité du muscle restant constante. — Tétanos produit par une seule secousse, modification du tétanos par la fatigue et le froid. (*9 mars 1876.*)

Messieurs,

Lorsque la contraction s'opère dans un muscle strié, les disques épais diminuent de volume. C'est de leur mouvement que naît le travail moteur exécuté par la masse musculaire, qui agit alors comme une force sur les parties du squelette auxquelles elle s'insère. Le raccourcissement total et apparent du muscle entier n'est que la résultante du raccourcissement de tous les disques épais. En agissant, ces derniers dépensent une certaine quantité de force vive, provenant de la transformation d'une quantité précisément égale des forces vives calorifiques que tendent à développer sans cesse, dans leur intérieur, les actions chimiques

pendant le repos. Pour qu'une nouvelle contraction ait lieu il faut nécessairement que cette force vive soit restituée. Ce sont les échanges nutritifs dont la substance musculaire est constamment le théâtre, qui sont chargés de la régénérer.

Ces échanges, on le conçoit, seront d'autant plus rapidement effectués que les éléments contractiles qui les subissent présenteront une surface plus grande, et que leur masse entière sera divisée en particules plus petites, accessibles, isolément et à un même moment, aux sucs nutritifs. Cette condition est précisément réalisée dans le faisceau primitif des muscles striés. Les fibrilles élémentaires n'y sont pas étroitement unies entre elles dans le sens transversal ; elles sont séparées au contraire les unes des autres par des interstices capables de se développer et de s'agrandir. Dans le sens longitudinal, les disques contractiles sont aussi séparés les uns des autres, ou même fractionnés dans leur continuité (strie intermédiaire, division en disques accessoires), par des bandes claires à la fois élastiques et perméables aux sucs nutritifs. La substance véritablement capable de se contracter, présente, en vertu de ces conditions, une très-grande surface pour un volume très-petit (1). Aussi les échanges y sont-ils rapides. La contraction peut s'effectuer à brefs intervalles et s'exécuter brusquement. Nous avons vu, en effet, qu'à ce moment il se fait un départ de liquide, et que ce dernier, sortant à la fois de tous les disques épais qui commencent à revenir sur eux-mêmes, s'accumule dans les interstices qui les séparent. Toutes choses égales d'ailleurs, avec quelle lenteur s'effectuerait cet écoulement si chacun des faisceaux primitifs

---

(1) Cette notion est absolument élémentaire, mais, pour donner une idée saisissable à la simple vue de la multiplication des surfaces résultant de la division de la substance contractile d'un muscle strié en fibrilles élémentaires cylindriques, isolées les unes des autres, il suffit de supposer un cercle de

d'un muscle, par exemple, était formé d'un seul disque épais occupant toute sa longueur ? L'instantanéité de la contraction brusque, particulière aux muscles striés, et la possibilité de répéter cette contraction à brefs intervalles, sont donc en relation avec la striation même du muscle. Ceci revient à dire que la forme de l'élément anatomique, dans ce cas comme dans beaucoup d'autres, est directement en rapport avec son mode de fonctionnement.

Les muscles ne sont donc striés que pour exécuter des contractions brusques. C'est pour assurer la rapidité des échanges nutritifs que leur substance musculaire est divisée

---

rayon R (*Fig. 26*) que l'on considérera comme la base d'un cylindre droit dont la hauteur est H. La surface développable de ce cylindre est égale à $2 \pi RH$.

Disposons maintenant à l'intérieur de ce cylindre, par exemple, huit cylindres plus petits de même hauteur, H, ayant pour bases des cercles d'un même rayon égal chacun à chacun et au quart de celui du grand cercle.

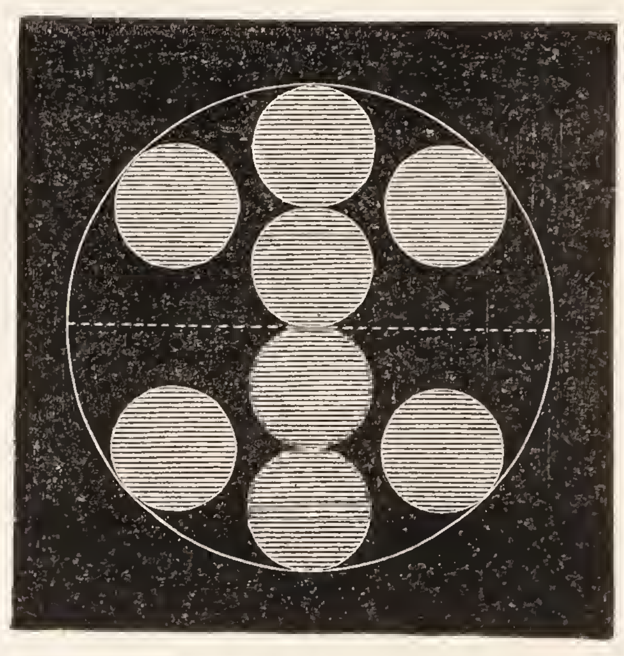


Fig. 26.

L'inspection de la figure montre que ces huit petits cercles sont loin d'occuper toute l'aire du grand. Or, la somme des surfaces des huit cylindres enveloppés est déjà égale à $8 \left(2 \pi \frac{R}{4}\right) H = 4 \pi RH$, ou au double de la surface du cylindre enveloppant.

et fragmentée en prismes minuscules, offrant une énorme surface à l'absorption des liquides et à leur issue. Ce qui le montre bien, c'est que les éléments musculaires à contraction lente ne présentent aucune trace de striation. Leurs fibrilles élémentaires, disposées longitudinalement autour du noyau et juxtaposées comme des baguettes, sont absolument homogènes, comme vous le verrez plus tard. Les échanges organiques s'exécutent, on le conçoit, dans de pareils faisceaux musculaires, *avec une lenteur extrême.* Aussi leur contraction est en même temps lente à s'établir, longue et soutenue. Le mode brusque de la contraction ne se peut pas effectuer dans de semblables appareils.

Ce que je viens de dire des parties contractiles des muscles striés est également applicable aux parties élastiques. Abondamment répandues, nous l'avons vu, dans certains muscles, tels que les muscles rouges, elles doivent nécessairement modifier leur fonctionnement dans un sens particulier et lui imprimer des caractères spéciaux. Avant d'entrer dans l'étude expérimentale des phénomènes, je crois qu'il convient, Messieurs, de se demander quels devront être les caractères dont je viens de parler, de les prévoir, et de les formuler, afin de les pouvoir vérifier ensuite.

Les considérations les plus simples de mécanique nous apprennent que si un mouvement est propagé par l'intermédiaire de milieux à la fois extensibles et élastiques, la transmission de ce mouvement subit un plus grand retard que si l'ensemble du système considéré était formé de matériaux rigides. Pour le démontrer, considérons deux poids inégaux P et P_1 ($P > P_1$) accrochés aux deux extrémités B et A du fléau d'une balance, par des fils rigides inextensibles *Bb*, A*a*. Les deux poids sont maintenus sur une même ligne horizontale *xx'* au moyen de l'artifice suivant : En B, qui suspend le poids le plus lourd P, est attaché un fil B*c* fixé en *c* par un crochet, et qui empêche P de tom-

ber au-dessous de xx'. Tout le système ainsi constitué est donc à la fois en équilibre et homogène. (*Fig. 27.*)

Coupons maintenant en d le fil Bc. Le poids P commence aussitôt à tomber(nous supposerons, pour plus de simplicité, qu'il se meut dans sa chute d'un mouvement uniforme, condition qu'il serait facile de réaliser expérimentalement). Le système étant homogène, et le fil Aa inextensible, l'extrémité du fléau A et P_1 solidaire du mouvement du fléau qui le supporte, s'élèveront au-dessus de xx'. Mais ils ne commenceront à effectuer leur mouvement qu'au bout d'un temps variable, nécessaire pour vaincre l'inertie des pièces de l'appareil, soit $T = t + t'$, ce temps t, étant le

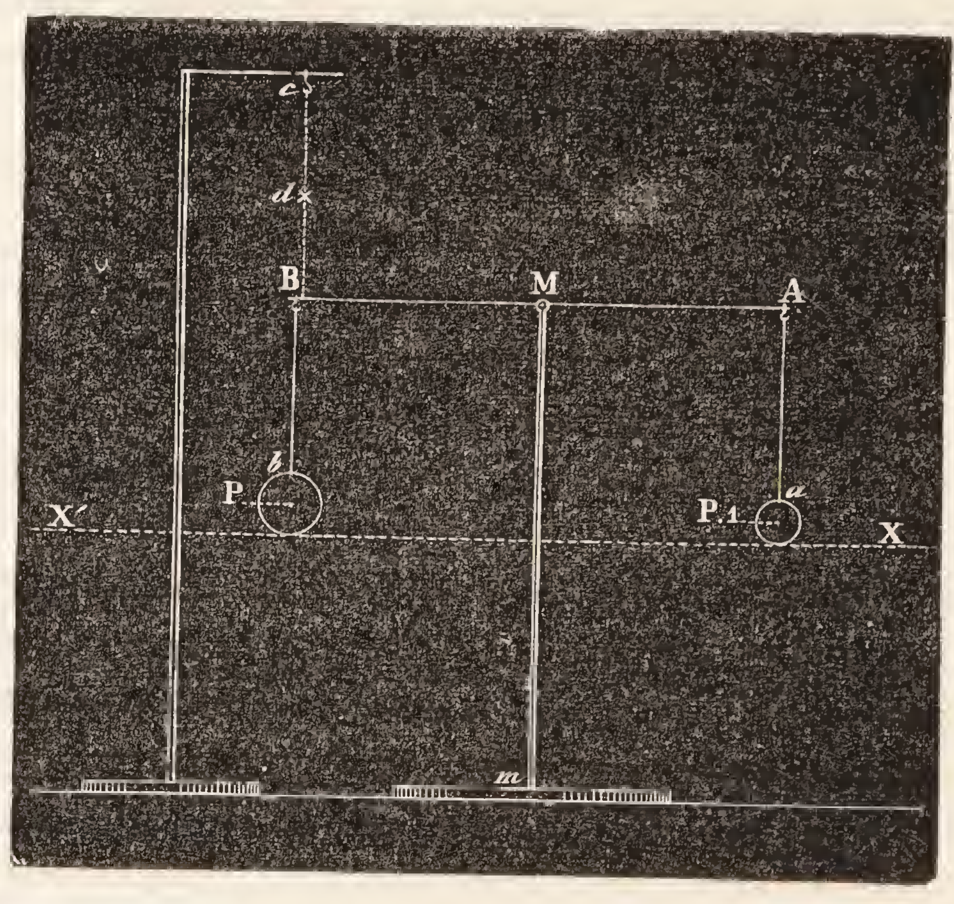


Fig. 27.

temps nécessaire à vaincre l'inertie du fléau AB; t' le temps nécessaire pour vaincre celle du poids P_1, ce temps T est le retard ou le *temps perdu* par le système dans la transmission du mouvement.

Mais si l'on suppose à la place du fil rigide inextensible

Aa, soutenant P_1, un fil extensible et élastique, les choses ne se passeront pas si simplement. Car au début de la chute de P, l'inertie du fléau AB étant vaincue au bout du temps t, comme précédemment, l'extrémité A du fléau commencera à s'élever, mais en s'élevant elle tendra le fil extensible, et l'allongera d'une quantité variable avec son coefficient d'extensibilité. Cet allongement déterminera, pour s'effectuer, une nouvelle perte de temps θ ; après quoi, sa limite d'extensibilité étant atteinte, le fil Aa prendra une longueur définitive. C'est à ce moment seulement qu'il se comportera comme un fil rigide et que le mouvement ascensionnel de P_1 commencera à s'effectuer, après qu'au bout d'un temps t', son inertie aura été vaincue ; c'est-à-dire que le mouvement commencera au bout d'un temps qui ne sera plus $T = t + t'$, mais $t + \theta + t' = T + \theta$. Le temps perdu dans la transmission du mouvement, sera donc nécessairement augmenté dans le système, par la substitution en Aa d'un fil extensible à un fil rigide.

Tous les muscles striés étant composés de parties contractiles et élastiques, et ces dernières servant à la transmission du mouvement engendré par les premières, nous pouvons déduire des considérations qui précèdent, qu'entre le moment précis du début de la contraction et le moment où le mouvement musculaire commence à paraître, il doit s'écouler un certain temps, qui est le *temps perdu* du muscle strié. Nous pouvons aussi prévoir que plus les parties élastiques d'un faisceau primitif seront abondantes par rapport aux contractiles (comme c'est le cas dans les muscles rouges), plus le temps perdu par le muscle sera considérable ; que d'un autre côté si, dans un même faisceau, l'élasticité restant constante, la contractilité augmente ou diminue, le temps perdu diminuera ou augmentera corrélativement, etc., etc. Pour vérifier toutes ces inductions et aussi pour élucider un certain nombre de problèmes d'une autre nature, nous allons étudier la contraction

brusque des muscles striés à l'aide de la méthode graphique.

Je ne vous ferai point ici, Messieurs, l'exposé historique de cette méthode, instituée pour la première fois en France

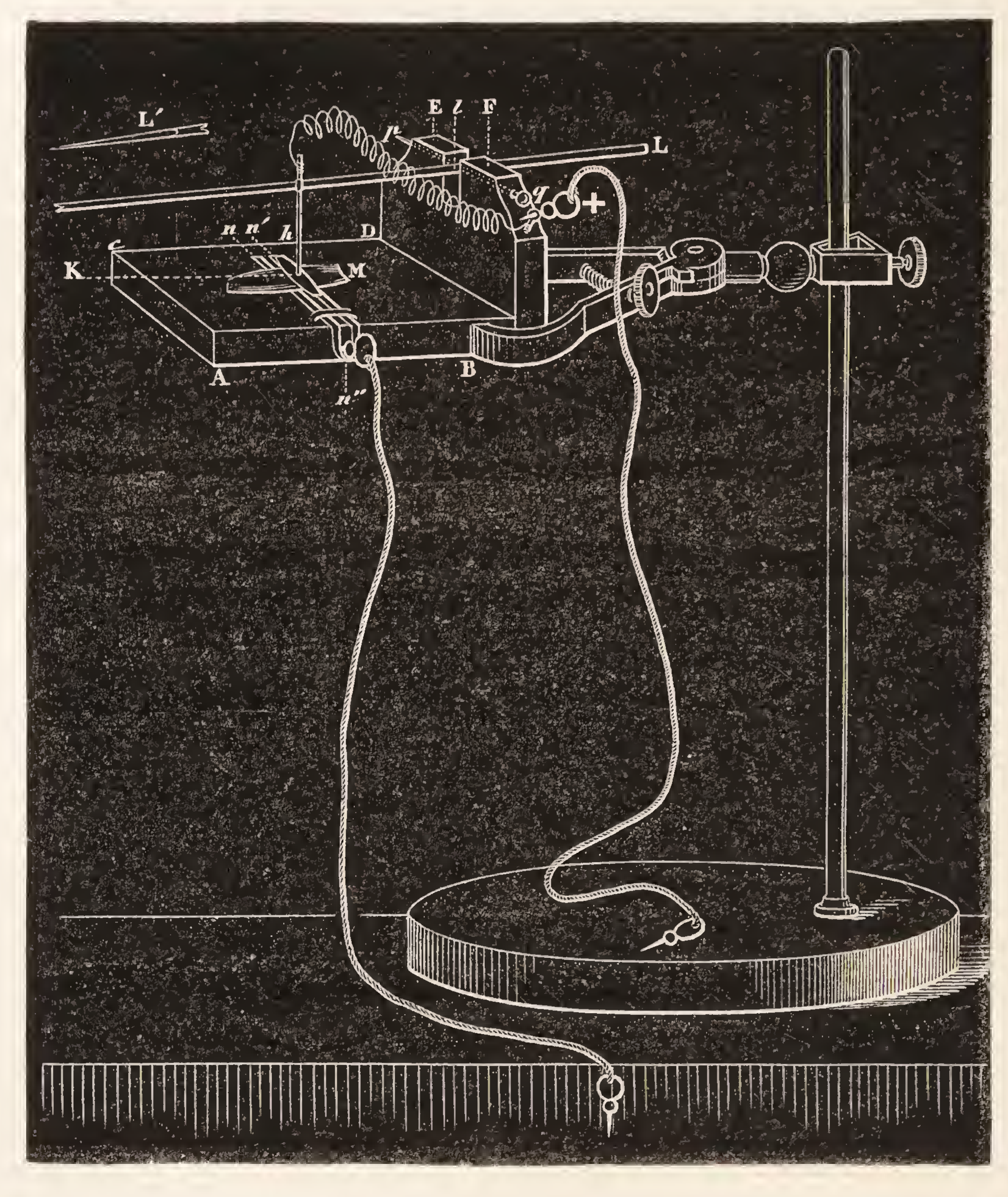


Fig. 28. — Petit myographe.

et formulée dans sa généralité par Poncelet et M. Morin, et que mon collègue et ami, M. Marey, a portée, dans ces dernières années, à un haut degré de perfection. En ce

qui regarde l'enregistrement des mouvements des muscles, je vous rappellerai simplement qu'Helmholtz, à qui l'on doit l'invention du premier myographe, inscrivait ces mouvements sur un cylindre tournant et enfumé. Le muscle était suspendu à un crochet, et son nerf moteur était excité par un courant interrompu. Mais son appareil, ainsi que celui de Valentin, qui enregistrait les contractions musculaires sur un disque tournant, et de Fick qui les recueillait sur une plaque animée d'un mouvement pendulaire, sont aujourd'hui inusités. Nous nous servirons, dans nos recherches, tantôt du myographe de Marey, que vous connaissez tous et que je ne vous décrirai pas, tantôt d'un myographe beaucoup plus simple que chacun peut construire, et dont le maniement s'effectue avec une extrême facilité. Voici quelle est la disposition de ce petit myographe (*Fig. 28*) :

Deux plaques de liége rectangulaires ABCD, BDEF forment la charpente de l'instrument. La plaque horizontale ABCD, destinée à supporter en M le muscle exploré, est munie d'une armature métallique $n\ n'\ n''$, consistant en un ruban de cuivre courbé en U, dont les deux chefs $n\ n'$ sont juxtaposés dans toute la largeur de la lame de liége ; en n'' le ruban infléchi en U est disposé en boucle pour recevoir l'un des électrodes (soit le pôle négatif), d'un appareil d'induction. Ce ruban métallique est collé au liége par de la cire d'Espagne. La plaque de liége verticale est creusée d'une encoche pratiquée sur son bord supérieur EF et au milieu de ce bord. Cette encoche forme une mortaise dans laquelle est inséré au point l le levier L L', fait d'une paille légère très-peu vibrante, portant en L un style écrivant, et pouvant tourner autour d'un axe $p\ q$, consistant en une épingle qui le traverse parallèlement à EF. De plus, ce levier est muni en h d'une tige métallique rectiligne, communiquant avec le pôle positif d'un appareil d'induction, et terminée par un petit plateau métallique K à sa partie infé-

rieure. Le muscle M est donc placé entre l'armature $n\ n'\ n''$ qui le supporte et la base K de la tige h qui s'appuie légèrement sur lui. Si maintenant nous faisons passer le courant, le muscle est excité et se contracte ; il se gonfle au moment où il se raccourcit, soulevant la tige h et le levier dont elle est solidaire. Ce mouvement est enregistré sur un cylindre garni d'un papier enfumé et animé d'un mouvement de rotation uniforme autour de son axe. La plupart de nos recherches ont été faites à l'aide de ce petit myographe, que l'on peut modifier facilement et sans frais pour les expériences, et dont j'ai cru devoir, pour ces raisons, vous donner la description.

Lorsqu'un muscle strié, tel que le gastrocnémien d'une grenouille ou un muscle blanc de lapin, a été enlevé sur l'animal vivant, placé sur le myographe, et qu'on le soumet à des excitations provenant de la clôture et de la rupture du courant d'induction, la contraction musculaire se produit sous forme de secousses isolées. Je ne vous décrirai pas ici tous les caractères de ces secousses ; ils ont été étudiés dans leurs détails par les physiologistes qui nous ont précédés. Je dois seulement vous faire remarquer que le courant de clôture, toutes choses égales d'ailleurs, détermine dans le muscle excité une contraction qui se traduit, sur le tracé, par une courbe de moindre amplitude que n'est celle provoquée par le courant de rupture. L'examen du graphique suivant (*Fig. 29*), pris sur l'un des muscles blancs du lapin, ne laisse pas le moindre doute à cet égard. Je rappellerai, en outre, quelques autres faits qu'il importe de connaître lorsqu'on s'engage dans l'étude graphique de la contraction musculaire. C'est à savoir que le temps perdu par le muscle, c'est-à-dire celui qui s'écoule entre le moment de l'excitation et le début de la contraction, est d'autant plus considérable que l'on excite le nerf qui commande le muscle plus loin de sa terminaison dans ce dernier. En second lieu, que ce temps perdu n'est nulle-

ment annulé, lorsqu'au lieu d'agir sur le muscle par l'intermédiaire de son nerf moteur, on l'excite directement.

La plupart des physiologistes qui ont étudié la contrac-

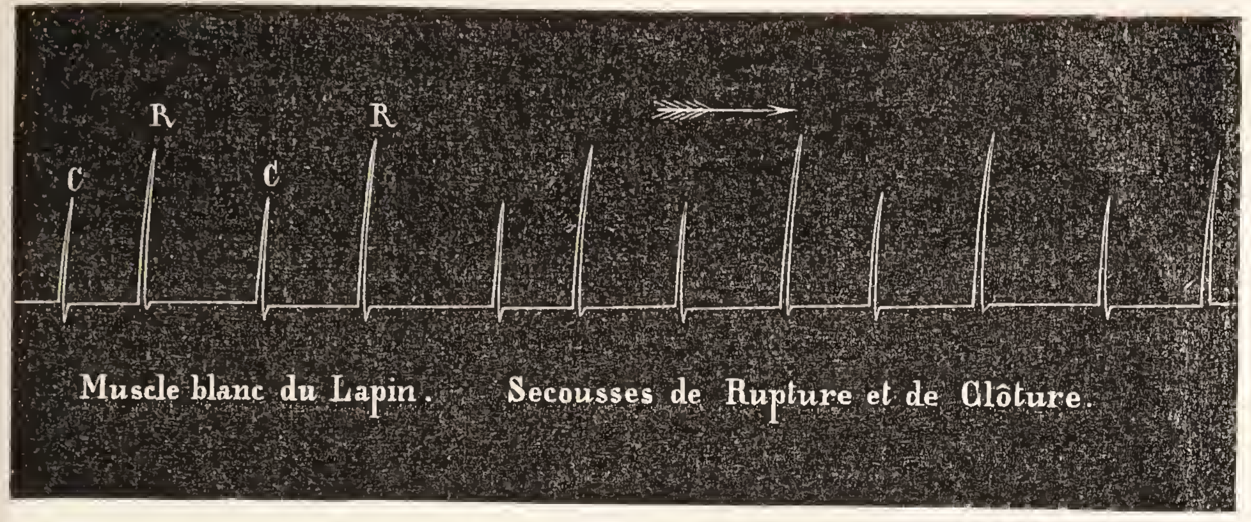


Fig. 29. — C, secousse de Clôture. — R, secousse de Rupture.

tion des muscles striés à l'aide de la méthode graphique, n'avaient en vue que de déterminer les caractères généraux de cette contraction, sans tenir compte des différences existant entre les muscles pâles et les muscles rouges. Cette étude est donc encore aujourd'hui tout entière à faire, et

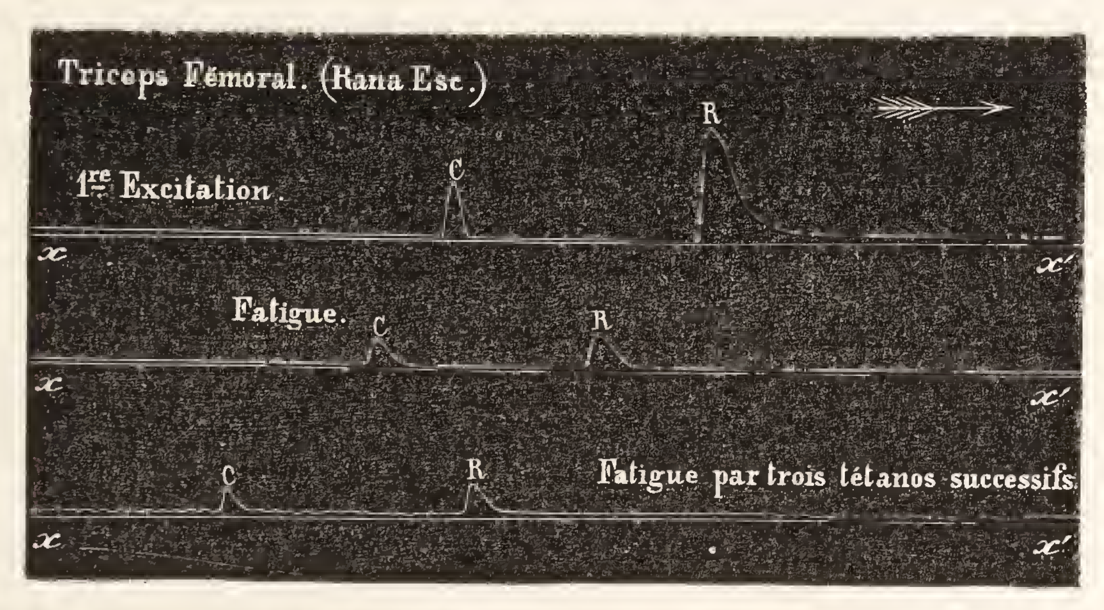


Fig. 30. — Diminution de l'amplitude des secousses par la fatigue. — C, Clôture. — R, Rupture. — x x', axe des temps.

nous devons rechercher comment, dans les deux ordres de muscles, les différences de structure amènent des modifications dans le fonctionnement. Mais, avant d'aborder cette

étude, je dois appeler encore votre attention sur une particularité commune à tous les muscles striés, rouges et blancs, et qui est importante en soi d'abord; en second lieu, parce que, sans cette notion, le commencement et la fin d'une même expérience de myographie, pourraient paraître souvent difficiles à expliquer. Je veux parler de l'influence de la fatigue et du refroidissement d'un muscle en expérience, sur la forme de sa courbe de contraction. M. Marey a, en effet, indiqué depuis longtemps que le refroidissement du muscle diminue l'amplitude et augmente la durée de ses secousses. Une modification analogue se produit quand on amène la fatigue par une série de secousses fréquemment renouvelées. La secousse de clôture disparaît alors ou s'atténue considérablement. Celle de rupture prend les caractères de la secousse fournie par le muscle refroidi. Elle diminue d'amplitude et augmente de durée.

A quoi tiennent ces résultats ? Je vous ferai d'abord remarquer qu'ici, Messieurs, nous avons opéré sur un muscle enlevé sur l'animal vivant, conséquemment, séparé de son centre circulatoire. Il ne peut donc être question des modifications que pourraient amener le refroidissement et l'action des secousses répétées dans l'afflux normal du liquide nutritif, la suppression de cet afflux est totale. Très-certainement, dans ces cas, le muscle, contenant des matériaux transformables, voit se continuer dans sa masse, pendant un certain temps, les actions chimiques qui sont la source même de ses actions mécaniques, c'est-à-dire de sa contractilité. Mais à mesure qu'il se contracte, ses actions chimiques s'affaiblissent peu à peu. Il produit de la force vive sans recevoir les matériaux de sa rénovation ; il n'a que de la dépense et point d'apport. Aussi sa contractilité est d'abord diminuée, puis devient insensible et enfin disparaît au bout d'un certain temps. Or, le mouvement apparent d'un muscle qui se contracte peut être considéré, avons-nous vu, comme le produit de deux facteurs : la

contractilité et l'élasticité ; l'une engendre la force motrice ; l'autre la régularise, la répartit et l'utilise. Il est absolument évident que la diminution de l'amplitude des secousses par le refroidissement et la fatigue, est la traduction de l'affaiblissement de la contractilité. Mais, en même temps que cette dernière diminue d'intensité, l'élasticité du muscle reste constante et tend de plus en plus à prendre, dans les phénomènes observés, une influence prépondérante. Cette influence consiste, on le sait, à transformer le mouvement brusque de la contraction en un mouvement uniforme; autrement dit, à répartir uniformément ce mouvement suivant l'axe des temps. Ainsi s'explique l'augmentation de la durée des secousses fournies par un muscle fatigué ou refroidi, dans lequel l'élasticité, demeurée constante, arrive à jouer un rôle prépondérant (1).

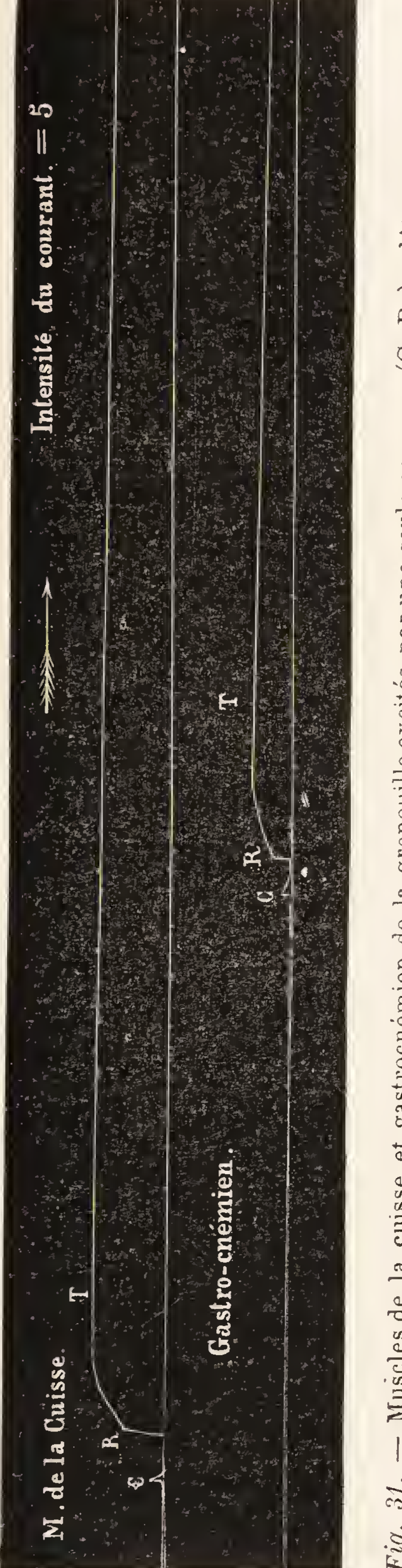


Fig. 31. — Muscles de la cuisse et gastrocnémien de la grenouille excités par une seule secousse (C. R.), clôture et rupture, et maintenus en contraction (T) par la secousse de rupture. La ligne du tétanos ne présente aucune ondulation.

J'arrive actuellement à l'étude du tétanos électrique. Weber montra le premier, Messieurs, que l'on peut mettre

(1) Soit C la contractilité d'un faisceau donné, E son élasticité, $\frac{E}{C}$ le rap-

un muscle dans un état de raccourcissement analogue au tétanos, si l'on soumet ce muscle à une série d'excitations très-fréquemment répétées. Il déduisit de là que le mouvement continu des muscles volontaires était dû à une série d'excitations multiples parties des centres nerveux. Helmholtz alla plus loin et tenta de démontrer que le tétanos électrique est déterminé par la fusion des secousses musculaires qui, si elles sont rapprochées au-delà d'une certaine limite, empiètent les unes sur les autres et deviennent comme subintrantes. A l'appui de cette conception, Helmholtz

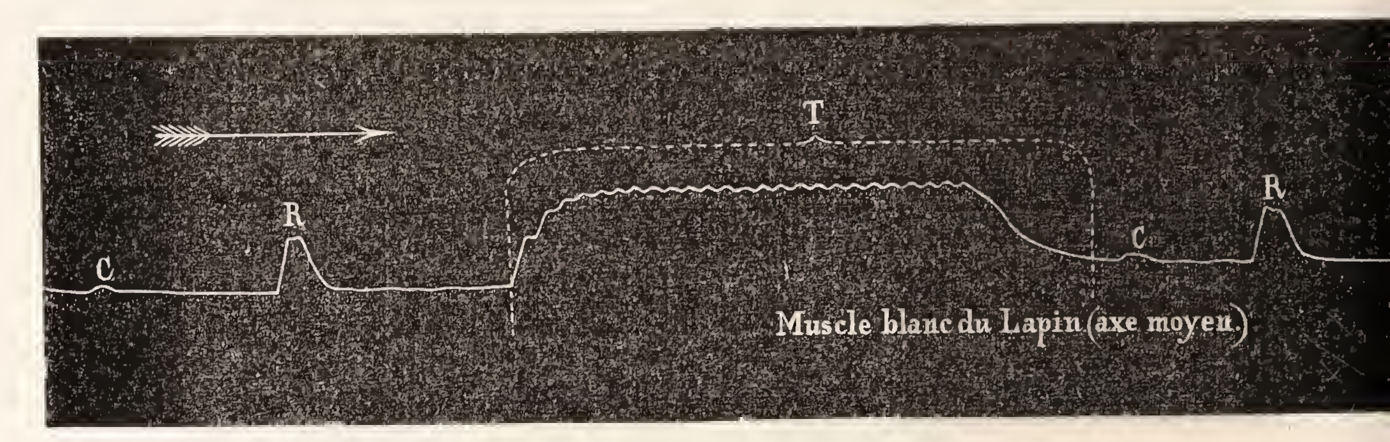


Fig. 32. — Muscle blanc du lapin: (T), tétanos alternant avec deux secousses, clôture et rupture (C. R.), et montrant des secousses non entièrement fusionnées.

et après lui Marey invoquèrent ce fait, qu'un muscle tétanisé, c'est-à-dire raccourci sans présenter de secousses perceptibles à la vue, fournit à l'auscultation un son (bruit musculaire) dont la hauteur croît à mesure que les excitations deviennent plus fréquentes; ce qui revient à dire que les vibrations sont de plus en plus nombreuses dans l'unité de temps. Mais cette théorie suppose *a priori* que ce sont les secousses musculaires elles-mêmes qui sont l'origine des vibrations sonores, hypothèse que rien jusqu'ici ne vient démontrer directement. J'ai pu même observer, ces jours derniers, un fait absolument opposé à cette théorie de la fusion des secousses et consistant en ceci, que l'on peut.

---

port de ces deux forces ; si C tend vers zéro, la valeur du rapport croît indéfiniment, c'est-à-dire qu'à mesure que la contractilité diminue, l'influence de l'élasticité sur la forme du mouvement devient plus grande.

dans certaines circonstances, déterminer le tétanos électrique dans le gastrocnémien de la grenouille, à l'aide d'une

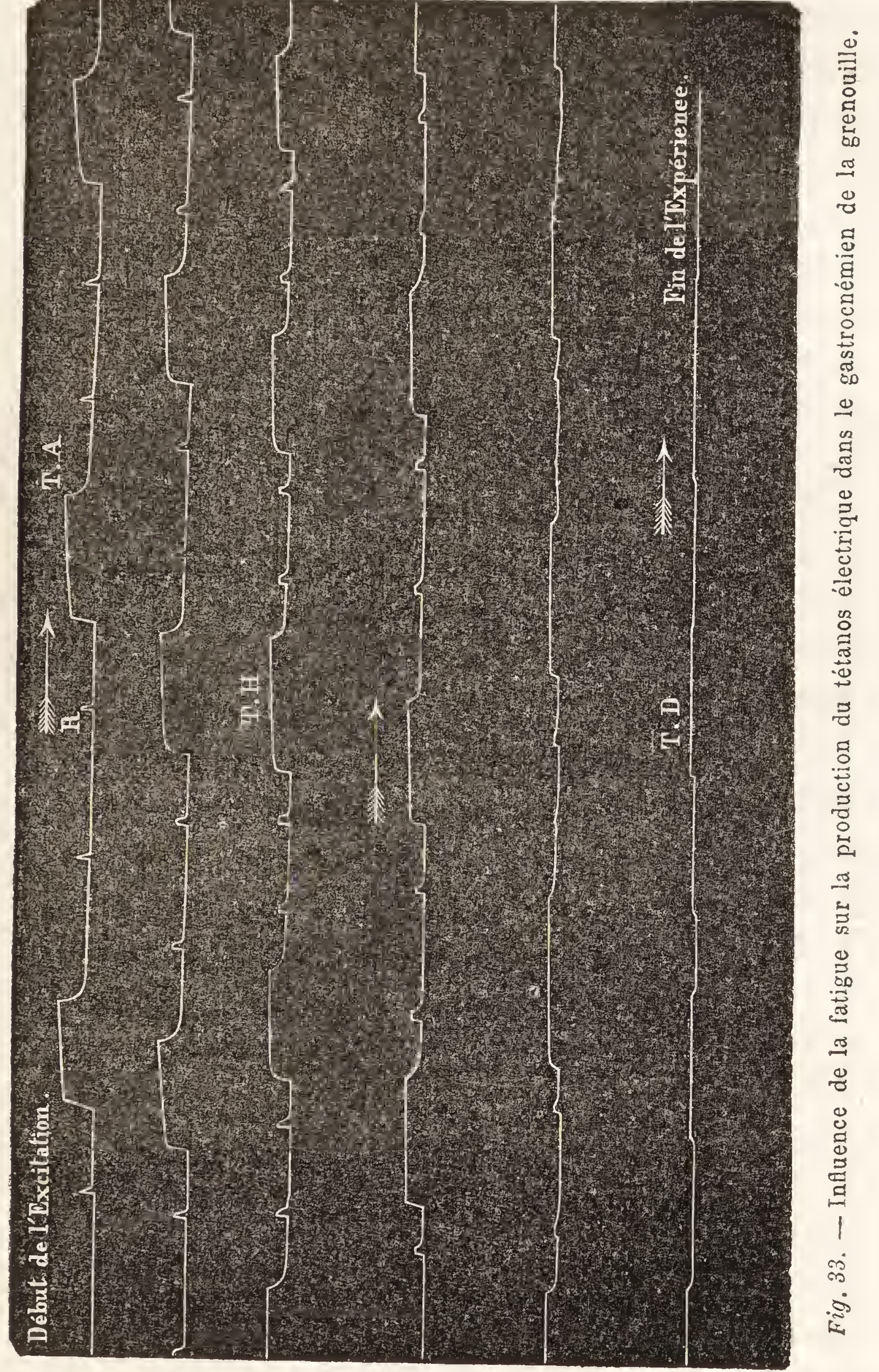


Fig. 33. — Influence de la fatigue sur la production du tétanos électrique dans le gastrocnémien de la grenouille.

seule excitation produite par la rupture du courant s'il est un peu fort (1). Vous pourrez vous en convaincre facile-

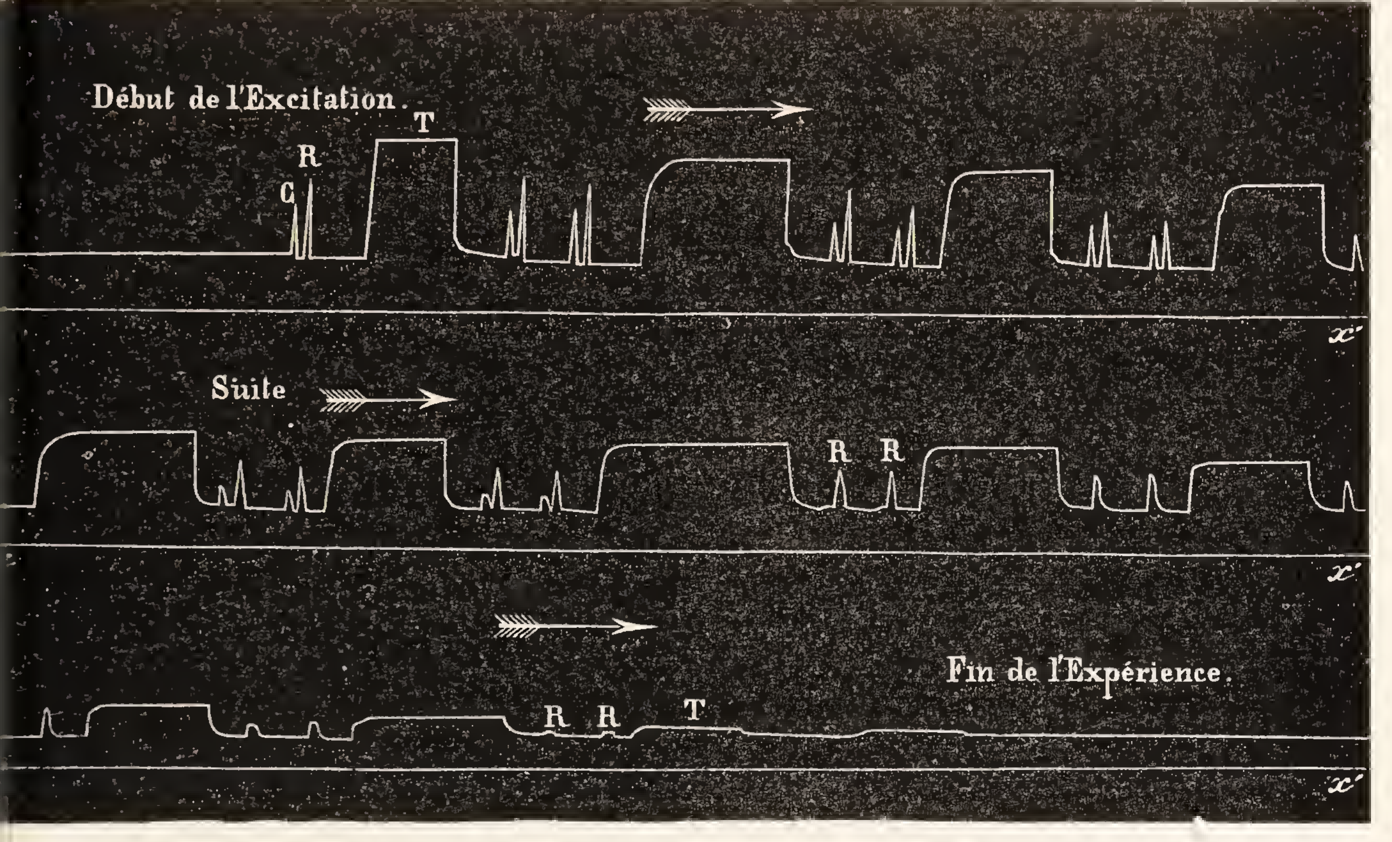
(1) Par exemple un courant produit sous un écartement, de 5 divisions, de l'appareil de Dubois-Reymond.

ment par la simple inspection du tracé ci-joint (*Fig. 51*).

Cependant, le plus ordinairement, ainsi que l'ont indiqué Helmholtz et Marey, l'on observe à l'origine du tétanos des secousses qui tendent à se fusionner, diminuent d'amplitude peu à peu, et enfin se fondent dans une ligne droite qui, au bout d'un certain temps, devient parallèle à la ligne des abscisses, ce qui veut dire que le muscle est alors dans un état de raccourcissement permanent (*Fig. 52*).

Lorsque, avant de tétaniser un muscle par des secousses très-fréquemment renouvelées, on l'excite à l'aide de ces mêmes secousses isolées, l'on reconnaît aisément que l'amplitude, ou hauteur du tétanos, est en rapport avec celle des secousses isolées. Elle est toujours sensiblement supérieure à celle de la secousse de rupture. Lorsque l'on fatigue le muscle par des tétanos successifs d'égale durée, que l'on fait précéder chacun des deux secousses de rupture et de clôture, l'on vérifie pleinement l'assertion précédente et l'on observe, de plus, quelques faits intéressants. Dans une de nos expériences, le gastrocnémien de la grenouille a été entièrement épuisé au bout de 21 tétanos successifs. Dans cette expérience comme toutes celles que l'on peut faire dans le même but, l'amplitude du tétanos, toujours proportionnelle à celle de la secousse de rupture précédente, décroît à mesure que la fatigue se fait sentir. Le sommet ou ligne du tétanos présente en outre de curieuses variations de forme ; d'abord ascendante (T. A. *Fig. 53*), cette ligne devient au bout d'un temps parallèle à l'axe des temps (T. H.); puis, quand le muscle est déjà très-fatigué, elle devient oblique descendante (T. D.). Des phénomènes analogues peuvent être observés lorsqu'on soumet à la même expérimentation l'un quelconque des muscles blancs du lapin; il importe seulement de remarquer ici qu'à mesure que ce muscle se fatigue, il se refroidit en même temps. Les modifications de forme présentées par la courbe du tétanos sont donc à la fois fonction du refroi-

dissement et de la fatigue. Au bout de 15 tétanos, le muscle est totalement paralysé, il ne répond plus à l'excitation. Au début de l'expérience la courbe du tétanos est immédiatement formée d'une ascension légèrement oblique présentant ou non des indices de fusion de secousses; la ligne supérieure n'est point ascendante mais parallèle à la ligne



g. 34. — Influence de la fatigue et du refroidissement sur les muscles pâles du lapin. — C, clôture. — R, rupture. — T, tétanos.

des abscisses, l'ordonnée de la fin du tétanos est verticale, montrant ainsi que la décontraction du muscle s'opère brusquement. L'amplitude seule décroît au fur et à mesure du refroidissement et de la fatigue, restant toujours à la fois proportionnelle et supérieure à l'amplitude de la secousse de rupture immédiatement précédente (*Fig. 34*).

SEIZIÈME LEÇON.

Sommaire. — I. Le temps perdu d'un muscle ordinaire est exagéré par la fatigue. Il est amoindri, dans le muscle fatigué, lorsqu'on augmente l'intensité de l'excitation. — II. Etude myographique des muscles rouges. Ils contiennent une plus grande proportion de parties élastiques que les muscles blancs. — Dans le muscle rouge, fixé tétanisé tendu, les disques épais ne sont pas plus hauts que les minces, la striation paraît simple. — Nouvelle discussion à propos de la théorie de Merkel. — Courbes des secousses et des tétanos des muscles rouges ; elles indiquent : 1° Une contraction lente, régulière, soutenue ; 2° une décontraction progressive. — Etude du temps perdu du muscle rouge. — L'amplitude des tétanos n'est point proportionnelle à celle des secousses isolées : le muscle épuisé au point de vue des secousses peut encore être tétanisé.—Etude des muscles mixtes ; frais, ils agissent comme des muscles blancs, fatigués, comme des muscles rouges.— III. Usage des muscles rouges comme équilibrateurs des mouvements. Ils sont ordinairement les congénères des muscles pâles, c'est-à-dire à contraction brusque et rapide. — (*14 mars 1876.*)

Messieurs,

Nous avons étudié, dans la dernière leçon, les modifications amenées, par la fatigue, dans l'amplitude et la durée des secousses isolées et des tétanos électriques des muscles ordinaires. Nous avons, en effet, opéré sur les muscles blancs du lapin et sur ceux de la grenouille ; il n'a été nullement question des muscles rouges. Vous avez vu que la fatigue diminue, au fur et à mesure qu'elle se manifeste, la contractilité du muscle exploré, dont l'élasticité n'est point modifiée et demeure entière. Abstraction faite de l'amplitude, qui dépend uniquement de la contractilité,

la déformation subie par la courbe de contraction d'un muscle blanc fatigué est donc ainsi uniquement due à l'action de plus en plus prépondérante de l'élasticité dans le mouvement complexe qui engendre le graphique inscrit sur le cylindre enregistreur. Nous avons pu prévoir *a priori*, d'autre part, que l'influence de l'élasticité, si on la suppose variable, doit se faire sentir sur le temps perdu du muscle. En d'autres termes, si notre raisonnement est exact, et si, dans le muscle fatigué, le rôle des parties élastiques s'exagère, le *temps perdu* par ce muscle, (c'est-à-dire le retard du début de sa contraction sur le début de l'excitation électrique,) doit être lui-même exagéré par la fatigue. C'est en effet ce que l'on observe nettement sur les muscles gastrocnémiens de la grenouille. L'un d'eux, pris sur l'animal vivant, est disposé sur le petit myographe, et excité ensuite à l'aide d'un appareil d'induction. Le début de l'excitation est inscrit sur le tracé en A, par un trait vertical. (*Fig.* 35). Le début de la contraction est donné par l'intersection, en B, de la ligne des abscisses avec la courbe de contraction qui s'élève au-dessus d'elle. Dans ces conditions et sur un muscle frais, AB mesuré à l'aide d'une règle divisée, représente graphiquement la durée du retard compté sur l'axe des temps xx'. Soit AB = 9 millim. cette durée. Fatiguons maintenant ce même muscle gastrocnémien par une série de secousses rapprochées, et cherchons de nouveau son temps perdu. La vitesse de rotation du cylindre enre-

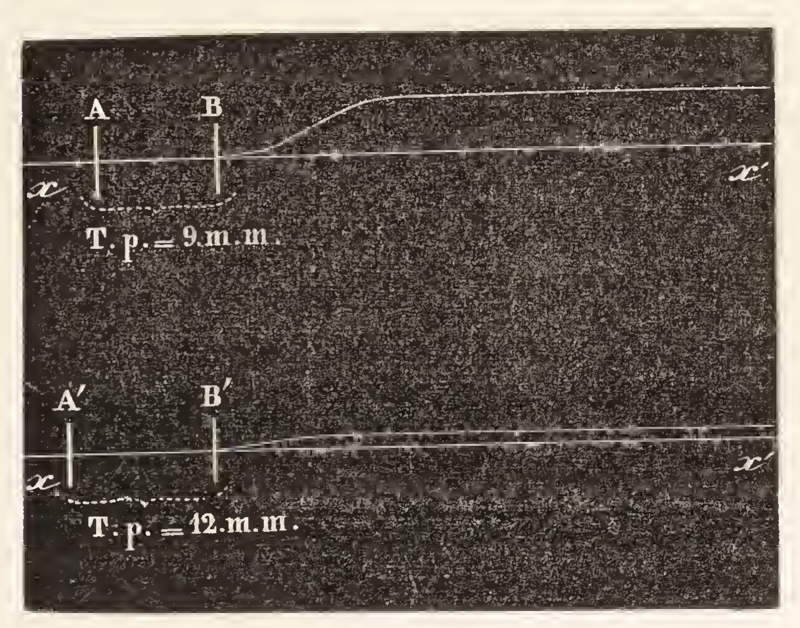


Fig. 35. — AB, Retard du muscle de grenouille frais. A'B', Retard de ce même muscle fatigué (la vitesse du cylindre reste la même.)

gistreur étant restée la même, et les dimensions du système formé par le muscle, le myographe, et le style écrivant n'ayant point non plus varié. Ce style parcourt la même distance, sur les deux axes des abscisses dans l'unité de temps. Pour comparer le nouveau retard A′ B′ au retard AB il suffira de mesurer le premier sur x, x', et d'exprimer sa longueur en millimètres. Soit A′ B′=12 mm., cette longueur ; nous voyons ainsi que le retard du muscle frais etc elui du muscle fatigué sont dans le rapport de :

$$\frac{AB}{A'B'} = \frac{9}{12} = \frac{3}{4}$$

Conformément à la théorie, le temps perdu d'un muscle fatigué est manifestement plus grand que celui d'un

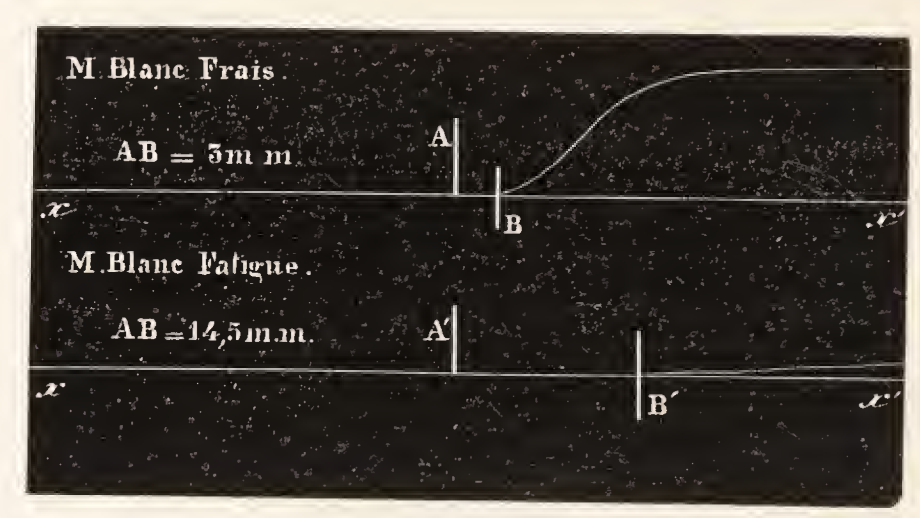


Fig. 36. — Augmentation du temps perdu d'un muscle blanc sous l'influence de la fatigue.

muscle frais. La vérification se peut faire de la même manière sur le muscle blanc du lapin, et le résultat est identique. L'on peut voir par les tracés suivants (*Fig. 36*), pris de la même manière que je viens de dire, que le rapport du temps perdu par le muscle frais et par le muscle fatigué est :

$$\frac{AB}{A'B'} = \frac{3}{14,5}$$

Ou que, sensiblement, le retard du muscle fatigué est,

dans ce cas particulier, cinq fois plus considérable que celui du muscle frais. L'intensité du courant, je dois le dire, exerce sur la longueur du temps perdu une influence manifeste. Un muscle blanc de lapin fatigué, par exemple, subit avant de se contracter un retard mesuré sur l'axe des temps par 16 millimètres. Rapprochons les deux bobines de manière à augmenter considérablement la force du courant ; le temps perdu sera mesuré seulement par une longueur de 4 millimètres. Ce dernier résultat s'explique aussi facilement que tous les autres dans la théorie que je vous ai proposée. Vous savez, en effet, que le temps perdu n'augmente, dans un muscle fatigué, que parce que l'élasticité y prédomine sur la contractilité affaiblie. Mais réveillons cette contractilité par une excitation très-intense, elle reprend alors toute son énergie, lutte contre les effets de l'élasticité, et le temps perdu se trouve nécessairement amoindri, puisque les parties élastiques jouent, à ce moment, un rôle moins considérable dans le fonctionnement du système. Ce que je viens de dire pourrait aussi s'exprimer sous cette forme plus saisissante, qu'en excitant un muscle fatigué à l'aide d'un courant plus fort, on lui restitue sa force de contraction, et l'on en refait artificiellement et pour un instant un muscle frais.

Je vais examiner maintenant en détail les différences fondamentales existant entre les muscles rouges et les muscles pâles, et rechercher comment ces différences modifient leur mode respectif de fonctionnement.

Le demi-tendineux du lapin est découvert sur l'animal vivant, il apparaît avec sa coloration rosée tranchant avec celle des muscles pâles qui l'environnent. La masse musculaire est mise et maintenue dans un état d'extension convenable, et nous y pratiquons une injection interstitielle d'acide osmique à 1 p. 200. L'extension exacte est ici nécessaire car les muscles rouges sont très-rétractiles, et, sous peine d'avoir des faisceaux primitifs artificiellement élargis par

la rétraction, il est nécessaire de ne les fixer dans leur forme qu'après les avoir exactement tendus. Mais quand on a pris cette précaution, le diamètre des faisceaux primitifs du muscle rouge, comparé à celui des faisceaux primitifs d'un muscle blanc tel que le grand adducteur, est sensiblement égal à celui de ce dernier muscle. Au point de vue de leurs dimensions, les fibres du muscle rouge et du muscle blanc offrent donc dans leur ensemble des figures semblables, mais si l'on entre dans les détails il n'en est plus ainsi et des différences surgissent. Et tout d'abord, la coloration

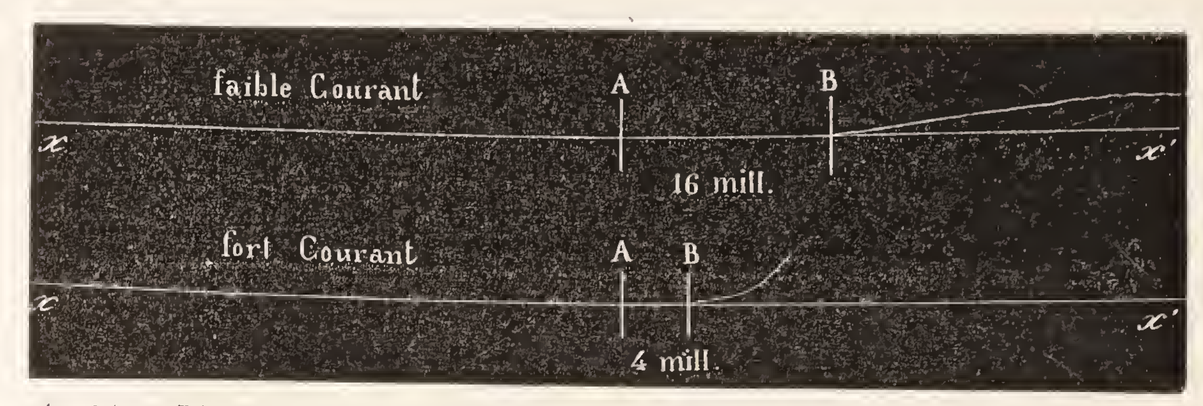


Fig. 37. — Diminution du temps perdu du muscle blanc quand on augmente l'intensité du courant.

des muscles rouges, sous l'influence de l'acide osmique, est plus intense que celle des muscles blancs ; elle est brune un *peu foncée* au lieu d'être d'un jaune brunâtre. Ce premier fait permet de penser d'abord que les faisceaux primitifs des muscles rouges contiennent une plus forte proportion de graisse que ceux des muscles blancs. On s'en assure en examinant ces faisceaux à l'aide d'un objectif à grand angle d'ouverture ; on voit alors qu'ils sont parcourus, dans le sens de leur longueur,par des traînées de granulations graisseuses colorées en bistre par l'osmium, et situées dans l'intervalle des cylindres primitifs de Leydig qui constituent, par leur réunion, le faisceau primitif entier. De plus, si l'on mesure le nombre des disques épais et des disques minces, sur une même longueur, l'on reconnaît que dans le faisceau primitif appartenant au muscle rouge, on en trouve six, par exemple, dans cette longueur tandis qu'on

en rencontre sept sur le faisceau primitif du muscle blanc. Inversement, les dimensions des disques sombres sont identiques dans les deux fibres. On doit conclure de là que la hauteur des disques minces et des espaces clairs qui les traversent est plus considérable dans les muscles rouges que dans les pâles ; qu'en un mot ces parties non contractiles prennent une plus grande part à la constitution de la substance musculaire et y occupent plus de place sur une même longueur. Ces premières observations sont encore corroborées par l'examen comparatif d'un muscle rouge tétanisé tendu fixé par l'osmium, et d'un muscle pâle traité de la même façon. La striation de ce dernier est simplement modifiée, comme nous l'avons dit plus haut, en ce sens que les disques épais ont diminué de hauteur, qu'ils sont séparés les uns des autres par des espaces interfibrillaires agrandis, et que les bandes claires qui les unissent dans le sens longitudinal sont plus apparentes ; mais, dans le musclerouge, fixé tétanisé tendu, l'on ne voit plus que des stries obscures et claires, de même hauteur à très-peu près, alternant les unes avec les autres. Si, sur une longueur donnée, prise sur l'un de ces faisceaux primitifs simplement tendus, l'on avait par exemple compté six disques épais et six disques minces, on trouvera, sur cette même longueur, dans le muscle fixé tendu, douze disques sombres, de hauteur à peu près égale.

Mais si l'on examine bien, on verra qu'alternativement, ces disques identiques en apparence sont, l'un un disque épais, l'autre un disque mince, et ainsi de suite. De telle sorte que l'on arrive à cette conclusion : 1° Que, dans le muscle rouge, les disques minces ont une hauteur beaucoup plus considérable que dans les muscles pâles.

2° Que les disques épais d'un muscle rouge, en diminuant de hauteur par la contraction, arrivent à n'avoir plus que celle des disques minces avec lesquels ils alternent ; de telle sorte que dans un pareil muscle tétanisé tendu,

toutes les parties anisotropes ont les mêmes dimensions dans le sens longitudinal ; celles des disques épais égalant celles des disques minces.

Cette apparence ne peut nullement servir, je dois le faire remarquer en passant, à étayer la théorie dite de l'*Inversion* de la striation musculaire.

Vous vous souvenez que, dans cette théorie, au moment où se produit la contraction, les deux moitiés du disque épais, séparées par la strie intermédiaire, se disjoignent et se portent vers le disque mince qui est au-dessus et au-dessous. Merkel suppose alors que le demi-disque épais qui est au-dessus du disque mince, et le demi-disque épais qui est au-dessous, s'accolent à son niveau, le masquant, et produisant par leur réunion une bande sombre unique. La même chose se passant au niveau de chacun des disques minces successifs, on reconnaît facilement (et l'inspection de la *Fig.* 38 l'indique de suite), que si l'inversion est véritablement produite au moment de la contraction, le nombre des disques anisotropes qui marquent la striation transversale doit être, pour une même longueur, prise sur un muscle au repos et un muscle contracté, exactement diminué de moitié (1). Or, nous venons de voir qu'il n'en est

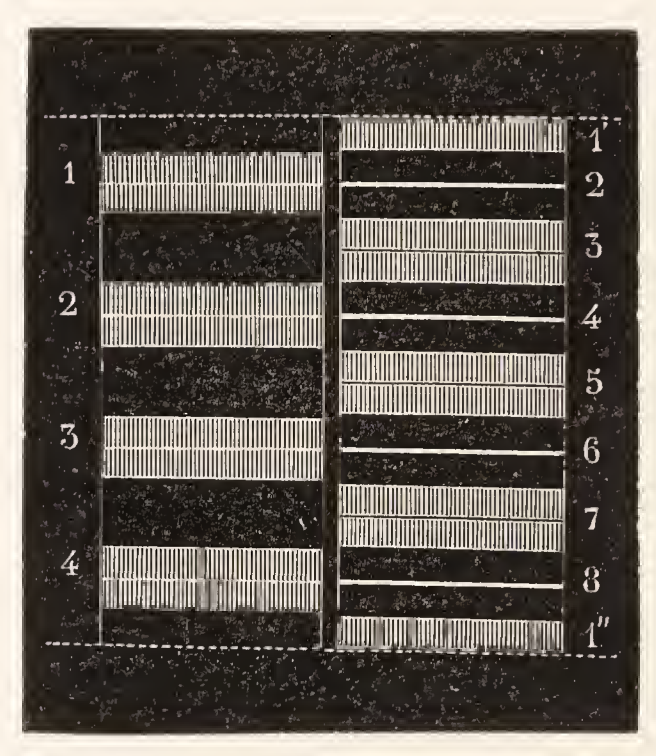


Fig. 38. — Schéma de l'inversion de la striation musculaire pendant la contraction (dans la théorie de Merkel). *A la droite du lecteur,* muscle au repos. Les chiffres indiquent le nombre des bandes sombres, 2, 4, 6, 8, disques minces ; 3, 5, 7, disques épais ; 1 et 1' les deux moitiés d'un disque épais. — *A la gauche du lecteur,* muscle contracté. Le nombre des bandes sombres a diminué de moitié.

(1) Le raisonnement qui précède suppose connu ce fait, que nous avons

pas ainsi. Le nombre des bandes sombres reste constant, leur hauteur seule varie. C'est dire, en d'autres termes, que la théorie de Merkel, ici comme partout ailleurs, du reste, est inapplicable à l'explication des phénomènes observés.

Etudions maintenant la contraction des muscles rouges à l'aide de la méthode graphique. Et tout d'abord, je dois vous rappeler que, d'après les prévisions de notre théorie, ces muscles, étant abondamment pourvus de parties élastiques, doivent donner dans tous les cas une courbe de contraction notablement influencée par l'élasticité, c'est-à-dire qu'elle doit être à la fois plus longue, et précédée d'un temps perdu plus considérable. C'est ce que l'on observe en effet; pour une même amplitude, les secousses musculaires sont beaucoup plus allongées suivant l'axe des temps dans les muscles rouges que dans les muscles blancs. Il semble que l'énergie initiale de la contraction brusque soit transformée par la force élastique qui, après avoir emmagasiné, comme un volant, la force vive engendrée par la contractilité, la restitue ensuite lentement et régulièrement par une sorte de distribution uniforme. Il en résulte une apparence allongée en arcade de la courbe de la secousse musculaire isolée. Les différences d'amplitude entre la secousse de clôture et celle de rupture, bien qu'elles existent, sont en outre beaucoup moins accusées que dans les muscles pâles.

Mais ce qui montre surtout que dans les muscles rouges l'élasticité musculaire joue, au moment de la contraction, un rôle prédominant, c'est l'étude du temps perdu éprouvé par ces muscles. Tandis, en effet, que ce temps perdu est mesuré par trois millimètres, sur l'axe des temps, pour

---

démontré, à savoir que la strie de Hensen n'est point une strie, mais une bande claire ; autrement, c'est-à-dire si la strie intermédiaire était une véritable strie sombre, elle serait démasquée par l'écartement des deux moitiés du disque épais ; il y en aurait une de découverte pour chaque disque et le nombre des bandes sombres resterait le même dans le muscle au repos et le muscle contracté.

l'un des muscles blancs de la cuisse du lapin, le temps perdu du demi-tendineux, pris sur le même animal, est par exemple, toutes choses égales d'ailleurs, mesuré par 27 millimètres. Il est donc, par rapport à celui qu'éprouve le muscle blanc, dans la proportion de $\frac{9}{1}$, c'est-à-dire, beaucoup plus considérable, comme l'avait prévu la théorie.

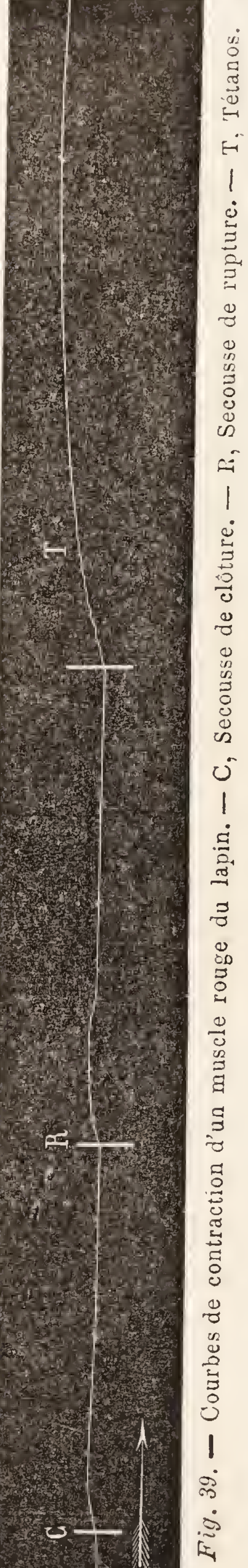


Fig. 39. — Courbes de contraction d'un muscle rouge du lapin. — C, Secousse de clôture. — R, Secousse de rupture. — T, Tétanos.

La fatigue et le refroidissement, agissant seuls ou combinés, font subir aux secousses des muscles rouges des modifications analogues à celles éprouvées par les secousses des muscles blancs mis dans les mêmes conditions. Mais le muscle rouge cesse de donner des secousses isolées beaucoup plus vite que le blanc. Au bout de dix à douze secousses de rupture et de clôture, l'amplitude, après avoir rapidement décru, devient absolument nulle, et la contraction ne s'inscrit plus.

Ce fait s'explique encore très-bien par l'élasticité considérable du muscle. Cette dernière possède, en effet, une action si considérable que, dès le début, et sur un muscle frais, elle déforme la courbe de contraction en l'étalant le long de l'axe des temps. Cette action s'exagère naturellement à mesure que la contraction s'affaiblit, et bientôt la courbe de contraction se confond avec la ligne des abscisses, vers laquelle elle est ramenée par l'élasticité, qui agit ici, nous l'avons vu, comme une force continue. En un mot, la réaction de la contractilité est alors rapidement annulée,

et comme cachée par l'intensité de l'élasticité musculaire.

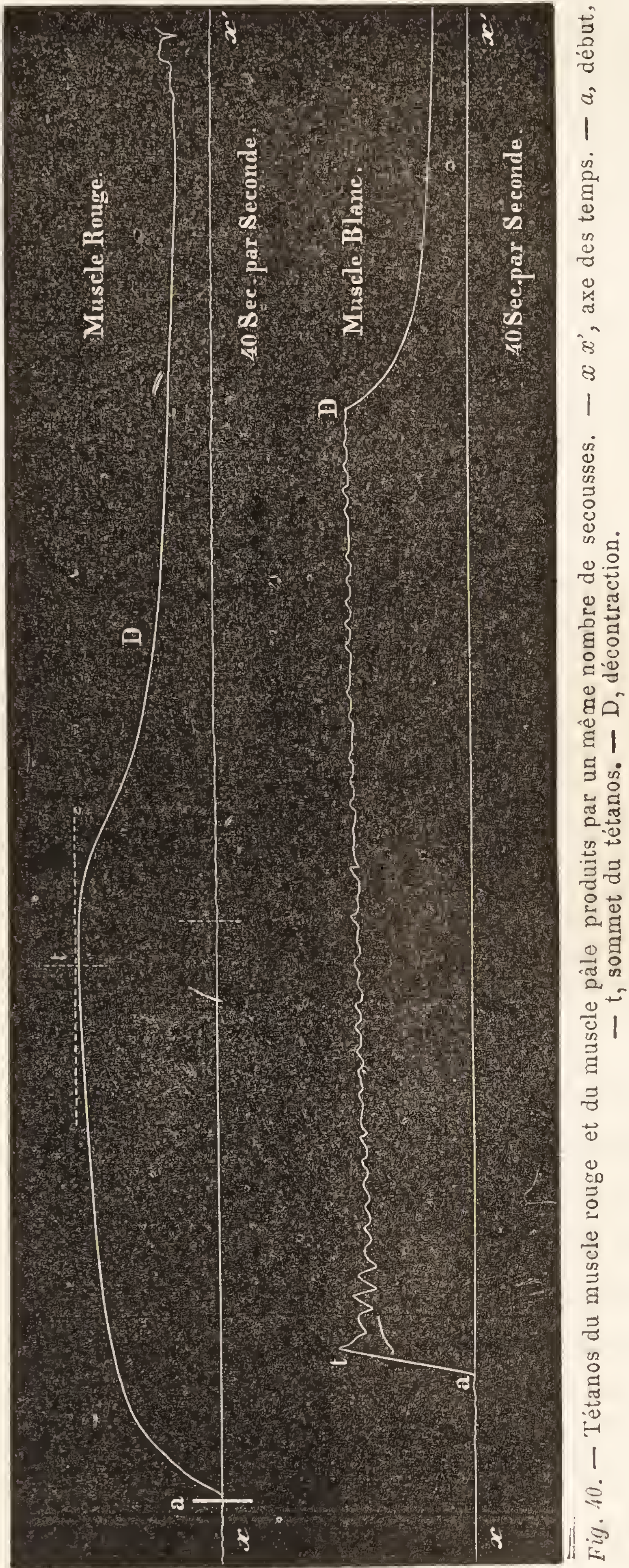


Fig. 40. — Tétanos du muscle rouge et du muscle pâle produits par un même nombre de secousses. — *x x'*, axe des temps. — *a*, début, — t, sommet du tétanos. — D, décontraction.

Mais quand bien même cette contractilité a semblé dispa-

raître et qu'elle ne s'inscrit plus, elle agit cependant, et lorsque le muscle rouge semble totalement épuisé, il suffit d'augmenter légèrement le nombre des secousses dans l'unité de temps, pour produire un tétanos qui présente une forme absolument caractéristique.

Comparons, en effet, la courbe du tétanos électrique du muscle blanc à celle du muscle rouge ; l'ascension du tétanos du muscle blanc est rectiligne, pendant toute sa durée, le muscle reste dans un état tonique constant, ce qui se traduit par un plateau plus ou moins long parallèle à l'axe des abscisses. *Enfin, la décontraction* (D) *débute toujours et souvent s'achève brusquement.* Dans le muscle

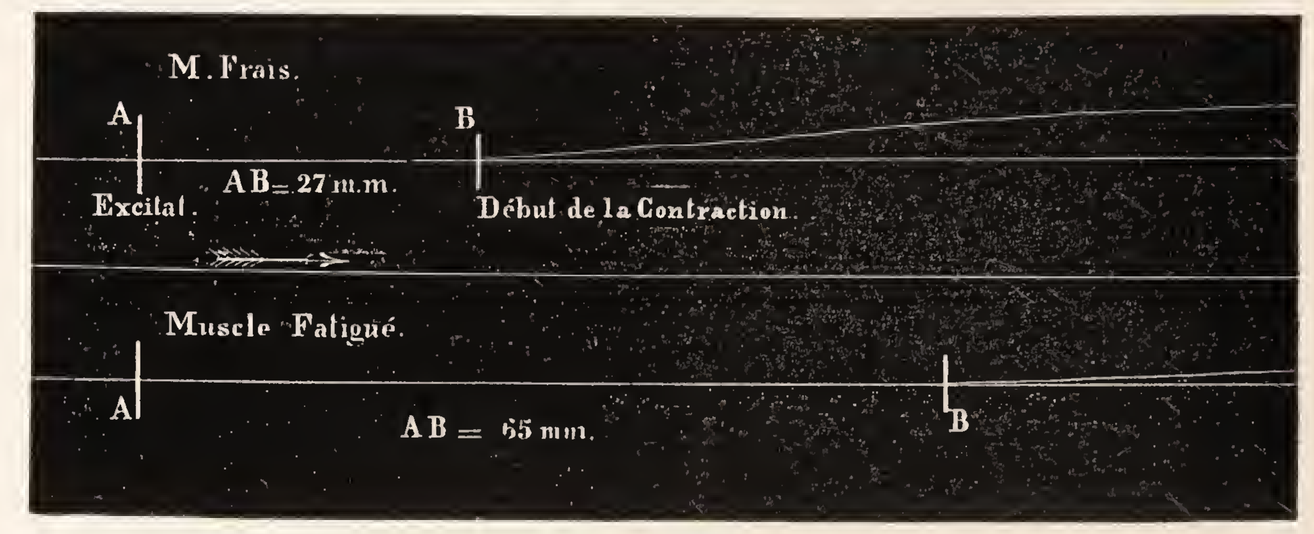


Fig. 41.

rouge, au contraire, le tétanos présente une ascension courbe; le muscle arrive lentement à l'état tonique comme si sa contractilité était sans cesse sollicitée par une force de signe contraire. Le sommet du tétanos (*t*) est placé très-loin de son origine, et ne peut être déterminé qu'à l'aide du tracé d'une tangente; enfin, la décontraction (D) est longue, soutenue, comme étalée le long de l'axe des temps. Ici encore l'influence de l'élasticité musculaire est de toute évidence (*Fig. 39*).

Il est facile de démontrer que le temps perdu par un muscle rouge augmente sous l'influence de la fatigue et

du refroidissement combinés. On s'en peut convaincre par l'inspection des deux tracés ci-joints (*Fig. 41*); et l'explication de cet augment réside, absolument comme pour le même phénomène observé dans les muscles pâles, dans l'action de l'élasticité musculaire, devenue prépondérante sous l'influence de la fatigue. Aussi, de même que dans un muscle blanc fatigué, peut-on rendre ce retard moins considérable en augmentant l'intensité du courant, c'est-à-dire en restituant au muscle, pour un instant, sa contractilité première. (*Fig.42*).

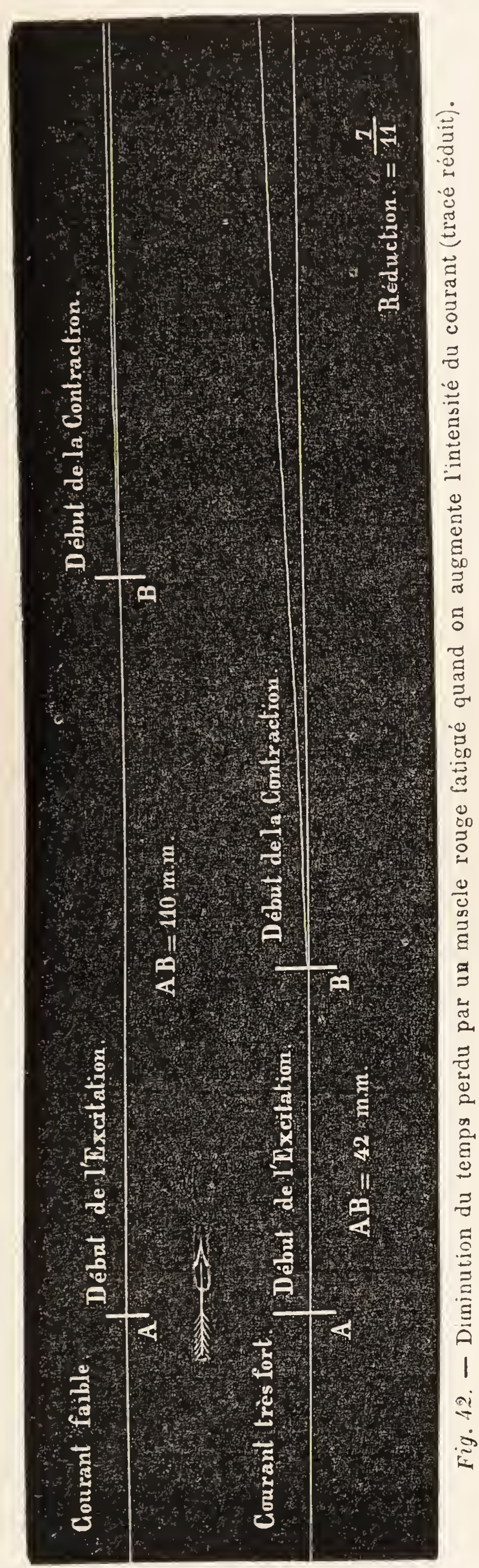


Fig. 42. — Diminution du temps perdu par un muscle rouge fatigué quand on augmente l'intensité du courant (tracé réduit).

On pourrait se demander, Messieurs, si le muscle pâle, dont les secousses et le tétanos, sous l'influence de la fatigue, deviennent de moins en moins amples et de plus en plus longs, ne se transforme pas alors en un muscle rouge. Autrement dit, si le muscle rouge n'est rien autre chose qu'un muscle blanc fatigué. Je dois vous dire immédiatement, Messieurs, que cette hypothèse me paraît tout à fait inadmissible. Outre que la

secousse des muscles rouges a une forme assez différente de celle des muscles blancs, elle possède d'autres caractères qui la séparent totalement de cette dernière. La secousse du muscle blanc, par exemple, possède une amplitude qui, jusqu'à un certain point, croît proportionnellement à l'intensité de l'excitation électrique. Cette proportionnalité n'est nullement observée dans l'amplitude des secousses d'un muscle rouge soumis à des excitations d'intensité croissante. En dernier lieu, même arrivé au dernier degré de la fatigue, un muscle blanc fournit des secousses dont l'amplitude reste constamment proportionnelle à celle des tétanos qu'on lui fait subir ; ce qui revient à dire que, lorsque les secousses deviennent insensibles et cessent de s'inscrire, les tétanos disparaissent de la même façon. Il n'en est point ainsi dans les muscles rouges, l'amplitude du tétanos est absolument indépendante de celle des secousses, comme on peut le vérifier sur le tracé ci-joint (*Fig. 45*).

Fig. 43. — Influence de la fatigue sur le muscle rouge Le tétanos n'a point une amplitude proportionnelle à celle des secousses. Le muscle inexcitable par des secousses isolées, peut être tétanisé.

D'autre part, certains muscles du lapin sont constitués partie par des fibres pâles et partie par des rouges, qui sont ou mélangées ou fasciculées par groupes dans leur masse. Le muscle qui représente, chez cet animal, le triceps huméral, par exemple, offre une région extérieure et interne absolument rouge, tandis que ses portions antérieures sont formées de fibres pâles. C'est un véritable muscle mixte ; quel sera le caractère de sa contraction ?

Nous allons fatiguer ce muscle par une série de tétanos entre chacun desquels nous lui ferons subir deux secousses d'induction, clôture et rupture. Vous pouvez reconnaître, sur le tracé, qu'au début le caractère des secousses isolées est celui des courbes de contraction des muscles pâles. La secousse de clôture est moins ample que celle de rupture, à l'amplitude de laquelle le tétanos suivant est proportionnel. De plus, ce tétanos lui-même a une ascension brusque, qui ne paraît légèrement curviligne sur le tracé que parce que l'amplitude est extrême au début, et que le style écrivant décrit, dans les appareils enregistreurs, un arc de cercle autour de son centre de mouvement. De même la décontraction est brusque et instantanée à la fin du tétanos. En un mot, *le muscle mixte agit au début comme un muscle blanc*. Mais poursuivons l'expérience : de F à F' la fatigue commence à se faire sentir, les secousses de clôture disparaissent, le tétanos commence à prendre une ascension courbe et une décontraction lente. Il revêt peu à peu la forme du tétanos des muscles rouges. Tout-à-fait à la fin de l'expérience de F' à H la fatigue est complète, les secousses isolées ne s'inscrivent plus sur le tracé, mais les tétanos, présentant exactement la forme de ceux des muscles rouges, se poursuivent jusqu'à la fin. A ce moment, le muscle pâle n'existe plus dans le muscle mixte, *la fatigue n'a laissé subsister que le muscle rouge* (*Fig. 44*).

Le corollaire immédiat d'une semblable expérience est

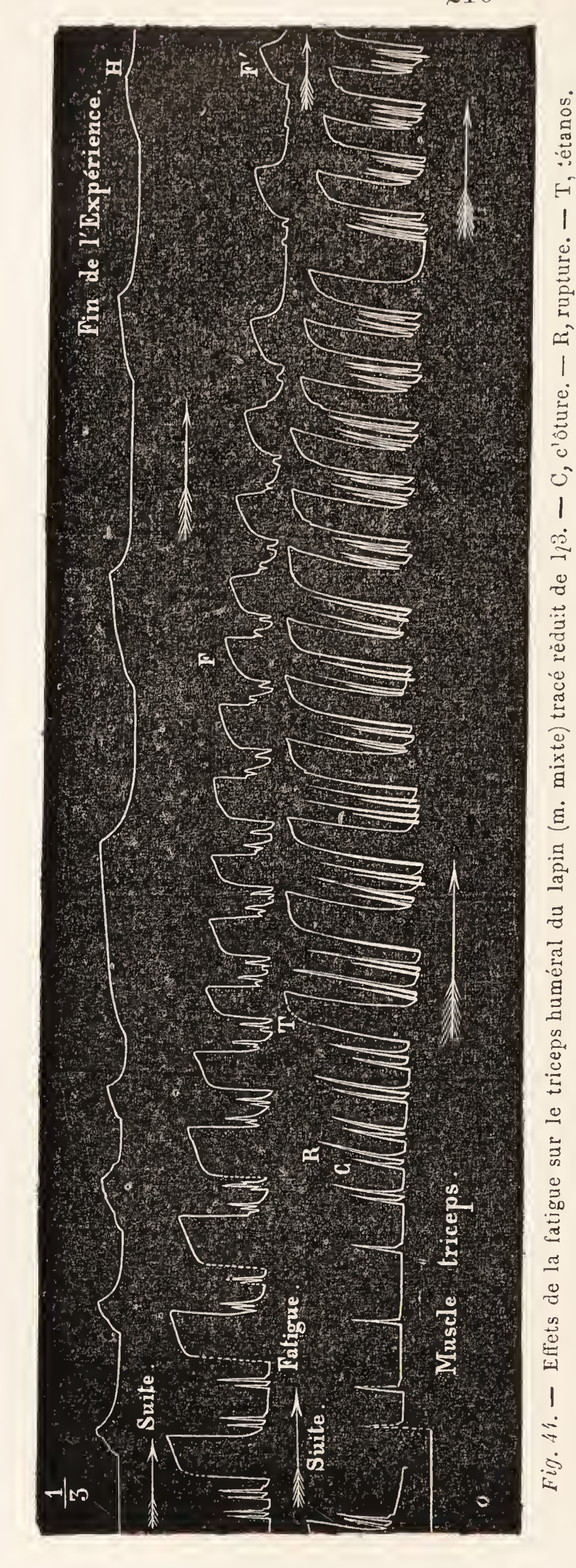


Fig. 44. — Effets de la fatigue sur le triceps huméral du lapin (m. mixte) tracé réduit de 1/3. — C, clôture. — R, rupture. — T, tétanos.

évidemment que le muscle pâle se fatigue beaucoup plus vite que le muscle rouge, puisque, dans un muscle mixte, il est totalement épuisé bien longtemps avant ce dernier. Lorsque les réactions motrices éclatantes du muscle pâle ont disparu par la fatigue, celles du muscle rouge paraissent et se montrent infiniment plus résistantes que les premières. Nous verrons plus tard la raison probable de cette résistance et de la façon soutenue et prolongée dont s'exécute la contraction des muscles rouges. Actuellement, je me contenterai d'étudier simplement le rôle qu'ils paraissent jouer dans la statique musculaire et quelle est leur signification au point de vue de l'anatomie générale.

Nous venons de voir, Messieurs, que certaines portions du triceps huméral du lapin, sont formées de fibres rouges qui sont réunies en faisceaux congénères des muscles pâles, et constituent, au point de vue de la contraction musculaire, une force accessoire dont le point d'application et la direction sont les mêmes que ceux de la force principale, représentée par la masse des fibres blanches. On pourrait faire la même remarque au sujet du triceps sural, dont l'un des chefs, le soléaire, est un muscle rouge. Les masses crurales sont à peu près constituées de la même manière ; bref, nous voyons à peu près partout les muscles rouges constituer des forces congénères, synergiques et accessoires des muscles ordinaires, et, en vertu de leur contraction lente et soutenue, de leur décontraction insensible, de leur résistance qui fait qu'ils semblent agir au sein des muscles mixtes, comme des forces de longue durée, très-peu ou du moins très-lentement modifiées par la persistance du fonctionnement et la fatigue qui en résulte, ces muscles me paraissent devoir être considérés comme jouant un grand rôle dans l'équilibration et l'harmonisation des mouvements. Ici encore, Messieurs, les muscles rouges agissent vraisemblablement par leur élasticité, pour transformer le mouvement rapide et brusque des muscles striés en un mouvement uniforme.

Telle n'est pas cependant l'opinion de tous les anatomistes. Un certain nombre ont, dans ces derniers temps, proposé d'autres explications du rôle probable des muscles rouges. Parmi eux, M. Meyer a soutenu que la distinction des muscles en deux ordres existait seulement chez les animaux domestiques ; que, chez ces animaux, les fibres pâles répondaient à des muscles relativement atrophiés par les conditions d'existence de l'animal et par la suppression d'une portion de son activité musculaire consécutive à sa captivité. Dans cet ordre d'idées, les muscles rouges seraient les seuls restés énergiques. Pour une rai-

son analogue, les muscles des ailes seraient pâles, et ceux des pattes rouges chez les oiseaux qui sont coureurs et qui ne volent pas (Gallinacés). Cette manière de voir ne se soutient pas (1). Les muscles pâles n'existent pas seulement chez quelques animaux domestiques, ou dans les masses musculaires des membres dont les fonctions sont devenues moins actives. Chez les poissons, les raies par exemple, l'on observe juxtaposés les deux ordres de muscles. Lorsque l'on a enlevé, par la dissection, la peau qui recouvre la face dorsale des nageoires latérales, on observe de petits faisceaux musculaires rouges. Chacun de ces faisceaux correspond à un intervalle entre deux arêtes cartilagineuses. Ils reposent sur la masse des muscles pâles et leur action est congénère de celle de ces derniers. C'est dire qu'ici, comme ailleurs, ils paraissent jouer, dans l'ensemble de la musculature de l'animal, un rôle analogue à celui que je leur ai attribué.

Je dois enfin vous signaler, avant de quitter ce sujet, un intéressant travail de MM. Arloing et Lavocat. Ces deux observateurs ont constaté l'existence des muscles rouges chez un grand nombre d'espèces animales et leur attribuent un rôle actif dans la production des *mouvements soutenus*. Cette manière de voir est, au fond, très-analogue à celle que je vous ai exposée.

Une dernière question se présente maintenant à propos des muscles rouges. Existe-t-il des fibres rouges, c'est-à-dire à contraction longue et soutenue, au milieu de la masse des muscles pâles, ou d'une manière plus générale, des

(1) L'état de la domesticité n'exerce pas d'influence sur l'existence ou la non-existence des muscles rouges. Le lapin de garenne en possède comme le lapin domestique, et chez cet animal ils sont distribués de la même façon. Ils présentent aussi les mêmes caractères histologiques distinctifs, mais je n'ai pu les étudier au point de vue physiologique. Chez le chat, qui vit à peu près en entière liberté, il existe aussi des muscles rouges (le soléaire par exemple) donnant des tracés tout à fait comparables à ceux fournis par les muscles rouges du lapin.

muscles à contraction rapide et brusque de l'homme et des animaux ? C'est possible, mais je ne l'ai point vérifié. Je puis cependant vous donner, Messieurs, les moyens d'effectuer vous-mêmes cette vérification qui n'est pas sans intérêt. Et tout d'abord, exploré au point de vue graphique, un muscle véritablement mixte, c'est-à-dire contenant des fibres rouges, se comportera comme un triceps de lapin, c'est-à-dire que, frais, il donnera la courbe d'un muscle pâle, fatigué, la courbe d'un muscle rouge ou la contraction soutenue. D'autre part, il est facile de fixer par l'osmium le muscle dont on veut préciser la nature, alors qu'il est tétanisé et tendu. Les faisceaux primitifs rouges, isolés par la dissociation, montreront alors une striation transversale formée de bandes obscures toutes de même hauteur, c'est-à-dire une striation qui, à première vue, semblera simple.

Nous avons terminé, Messieurs, l'étude myographique des muscles des deux ordres. Dans la prochaine leçon je commencerai celle des rapports réciproques des diverses parties constituantes des muscles striés.

DIX-SEPTIÈME LEÇON.

Sommaire. — Rapports des parties constituantes des muscles entre elles et avec les autres tissus. I. Rapports du sarcolemme et des noyaux des muscles avec la substance contractile. — Cylindres primitifs : ils sont séparés par des intervalles remplis de substance protoplasmique. — Champs de Cohnhein : méthodes d'observation, ils répondent à l'aire de section transversale des cylindres primitifs. Les prétendues fibrilles des muscles moteurs des ailes des insectes sont des cylindres primitifs. Noyaux musculaires toujours extérieurs aux cylindres primitifs ; crêtes d'empreinte. Moins les noyaux sont nombreux dans une fibre musculaire, plus cette dernière est différenciée dans le sens de la contractilité. — Rapports des faisceaux primitifs avec les pièces du squelette. — Tendons, faisceaux tendineux, cellulles tendineuses (disposition, mode d'union, crêtes d'empreintes). — Mode d'union des os et des cartilages avec les tendons, pénétration réciproque. Transformation cartilagineuse, osseuse des tendons. Formation des crêtes d'insertion. Fibres de Sharpey, leur signification morphologique. (*16 mars 1876.*)

Messieurs,

Nous avons terminé l'étude des faisceaux primitifs des muscles striés des deux ordres, considérés en eux-mêmes et abstraction faite, pour ainsi dire, des rapports qui les relient entre eux et avec les pièces du squelette qu'ils sont destinés à mouvoir. L'analyse de ces rapports va nous occuper maintenant, et je décrirai successivement: 1° Ceux des faisceaux musculaires striés avec leurs similaires et le tissu conjonctif; 2° Les vaisseaux sanguins et lymphatiques des muscles. Si nous suivions rigoureusement l'ordre logique, nous devrions ensuite nous occuper des

nerfs musculaires et de leurs connexions avec les éléments contractiles ; mais cette dernière étude ne peut être séparée de celle du système nerveux, et nous la distrairons, pour cette raison, du cours de cette année.

I. *Rapports du sarcolemme et des noyaux des muscles avec la substance contractile.* Pour bien comprendre ces rapports, il me paraît nécessaire de revenir brièvement sur quelques détails de structure que je vous ai du reste exposés déjà, et qui vous sont suffisamment connus pour être rapidement compris. Je vous ai dit, messieurs, que la substance musculaire présente deux striations : l'une transversale, l'autre longitudinale. Cette dernière n'est pas simple, comme on le pourrait d'abord supposer. Si, comme l'a fait, il y a longtemps, Leydig, l'on examine attentivement la surface du faisceau primitif pris sur l'un des muscles rouges de la ligne latérale de certains poissons, l'on reconnaît que cette surface est striée en long de deux façons très-distinctes. On constate, en effet, l'existence d'une première striation grossière qui semble indiquer, dans le faisceau primitif, une division de la substance musculaire en cylindres ou en fuseaux juxtaposés et parallèles entre eux. Ces segments longitudinaux sont eux-mêmes striés en long, et leur striation, d'une finesse extrême, est la seule qui réponde aux fibrilles élémentaires accolées.

La substance musculaire est donc divisée en segments cylindriques (*cylindres primitifs de Leydig*) répondant chacun à un faisceau de fibrilles plus ou moins volumineux. Ces cylindres primitifs existent dans tous les muscles striés et chez tous les animaux, mais ils sont surtout faciles à observer chez les poissons. En particulier, les muscles de la nageoire dorsale de l'hippocampe constituent un objet favorable à leur étude. Les fibres en sont volumineuses, séparées du sarcolemme qui les contient par une couche protoplasmique semée de noyaux, et leur surface est creusée comme de rainures, renfermant chacune

une traînée granuleuse de protoplasma semée de noyaux, et séparant les cylindres primitifs les uns des autres. (*Fig.45* A). Ces derniers font saillie sur les sections transversales du même muscle, à la périphéric de la substance musculaire de chaque fibre, comme autant de festons saillants en dehors. La coupe optique de chacun des faisceaux primitifs est alors comparable à celle que fournirait une colonne cylindrique, dont la surface serait munie de cannelures en relief. (*Fig. 45*, B.)

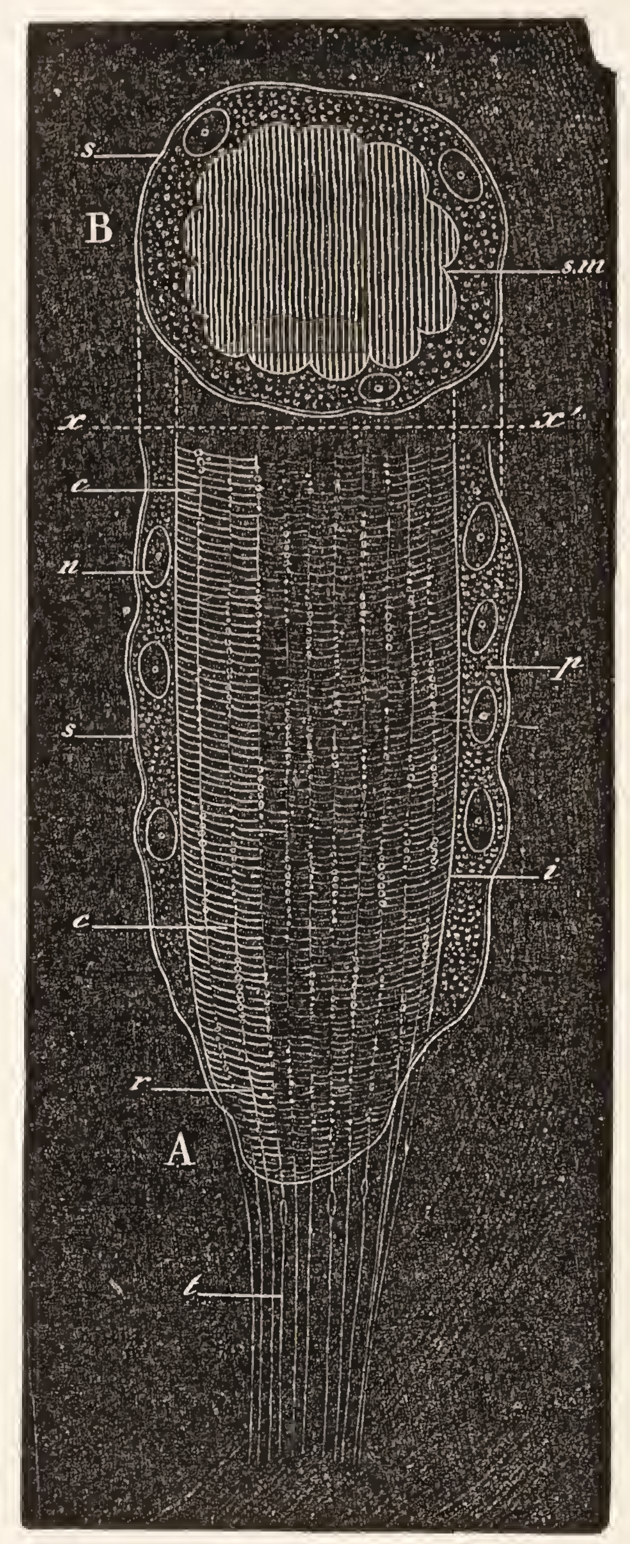


Fig. 45. — Fibre musculaire de la nageoire dorsale de l'hippocampe (A). *t*, tendon; *v*, terminaison du faisceau musculaire; *n*, noyau; *p*, protoplasma; *i*, intervalles des cylindres primitifs *c*, remplis de traînées de protoplasma granuleux. (B) Coupe optique de la figure précédente; *sm*, substance musculaire; *s*, sarcolemme.

L'existence des cylindres primitifs ne se traduit pas seulement à la surface des fibres musculaires, par une striation longitudinale grossière. Lorsque l'on coupe un muscle en travers, perpendiculairement à l'axe de ses faisceaux primitifs, l'aire de section de chacun d'eux offre un aspect granuleux particulier, considéré autrefois par quelques histologistes, Kölliker (1re édition française) entre autres, comme résultant de la section des fibrilles élémentaires. Il n'en est rien. Il suffit, en effet, de comparer le diamètre ex-

trêmement petit des fibrilles à celui de chacun des grains précités pour se convaincre qu'il n'existe, entre les deux objets, aucune corrélation directe. L'on est, dès lors, conduit à penser qu'il s'agit ici d'images formées par la coupe optique des cylindres primitifs accolés, et cette hypothèse est pleinement corroborée par l'étude attentive de ces petits grains polygonaux ou *champs*, qui occupent toute l'aire de section des fibres musculaires coupées en travers, et auxquels on donne le nom de *Champs de Cohnheim.*

Les champs de Cohnheim peuvent être observés, et même étudiés, sur toutes les coupes transversales de muscles striés, faites par n'importe quelle méthode. Cependant, pour les bien voir, il importe de prendre certaines précautions. Cohnheim (1865) a employé le procédé suivant. La masse musculaire était placée dans un creuset de platine, que l'on entourait d'un mélange réfrigérant de glace et de sel marin. La congélation étant produite, et le muscle rendu rigide et dur, il devenait facile d'y pratiquer des coupes transversales à l'aide d'un rasoir refroidi. Ces coupes étaient examinées soit sans addition d'aucun liquide, soit dans de l'eau salée à 1 p. 200 qui, ainsi que je vous l'ai déjà dit, constitue pour la substance musculaire un liquide à peu près indifférent. Dans ces conditions l'on peut observer, dans l'aire de section des faisceaux primitifs coupés, un dessin très-élégant et régulier. La substance musculaire paraît divisée en une infinité de petits champs polygonaux correspondant évidemment à la coupe de bâtonnets ou colonnettes polyédriques. Ces champs sont séparés les uns des autres par une substance dont la réfringence diffère de la leur propre et qui dessine un réseau régulier d'une délicatesse extrême. Si l'on a opéré sur un muscle de grenouille, des noyaux musculaires plongés dans l'épaisseur de la fibre apparaissent dans la coupe de cette dernière. Ils sont contenus dans des lacunes irrégulières dont le bord est garni de festons qui font saillie du côté du noyau, comme si ce

dernier avait été insinué dans l'interstice d'une multitude de baguettes parallèles, rectilignes, et artificiellement écartées les unes des autres pour le recevoir (*Fig. 46*).

Je vous ai dit même précédemment, qu'à sa surface, ce

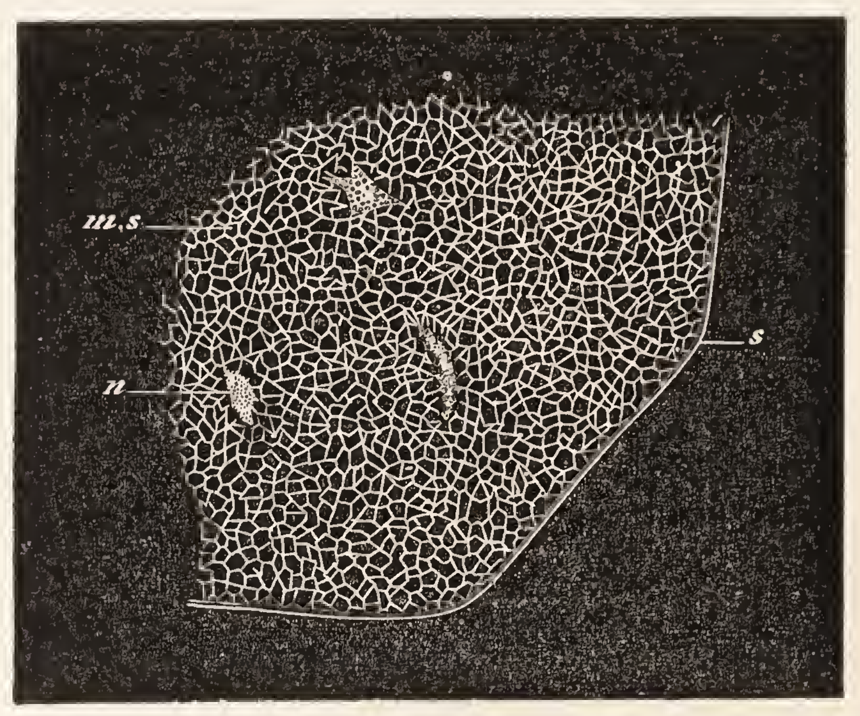


Fig. 46. — Coupe transversale d'une portion de faisceau primitif. — *m.s*, substance musculaire divisée en champs polygonaux. — *n*, noyaux. — *s*, sarcolemme.

noyau porte l'empreinte des cylindres primitifs qui lui sont adjacents. Il est hors de doute, en effet, qu'il ne s'agit ici nullement de fibrilles élémentaires, mais de fascicules de ces fibrilles réunies dans un même cylindre, devenu polyédrique par pression réciproque. La dimension des champs de Cohnheim est plus que décuple de la dimension de la fibrille élémentaire. Lorsque l'on prolonge l'observation, cette dimension s'accroît progressivement à la surface de la coupe, tandis qu'elle est à peu près constante lorsque l'on met l'objectif au point sur la partie médiane de cette dernière. Ce résultat est dû simplement au gonflement éprouvé par la substance musculaire au contact de l'eau salée et l'inspection de la figure 47 suffit pour en rendre complétement raison. Il est du reste facile d'éviter la déformation par agrandissement que nous venons de décrire. Il suffit pour cela d'examiner les coupes,pratiquées

après congélation, dans un liquide qui fixe la substance musculaire dans sa forme : l'eau chargée d'alun à 1 p. 200 convient parfaitement pour cet objet. De même que les cellules du cartilage hyalin sont coagulées par cet agent et ne se rétractent plus dans leur capsule, après une demi-heure ou une heure de macération dans la solution alunée, la substance musculaire ne se gonfle plus en présence de l'eau, et la préparation peut être montée dans l'eau phéniquée à 1 p. 100, puis examinée à loisir, sans qu'aucune déformation ne s'y produise.

Mais ce procédé ne constitue pas encore le meilleur mode de préparation. Il est sujet à des objections très-graves. L'on peut considérer *a priori*, dans ces conditions, l'image des champs de Cohnheim comme sujette à des déformations notables provenant du mode même de préparation. En congelant un muscle, que produit-on en effet ? Nous avons vu que l'eau fait pour ainsi dire partie intégrante de la substance contractile. Souvent solidifiée par l'action du mélange réfrigérant, elle augmente de volume, refoule et modifie dans sa forme la substance musculaire, et détermine l'apparition de fentes et de lacunes artificielles. Le dégagement des gaz unis à la substance musculaire produit un résultat analogue. On juge donc la configuration des champs polygonaux de Cohnheim sur des préparations dans lesquelles cette configuration elle-même est notablement modifiée. Il est cependant facile d'éviter tous ces inconvénients. Je pratique une injection interstitielle d'acide osmique à 1 p. 200 dans la masse du muscle que je veux examiner. Au bout de quelques minutes, ce muscle est fixé absolument dans sa forme.

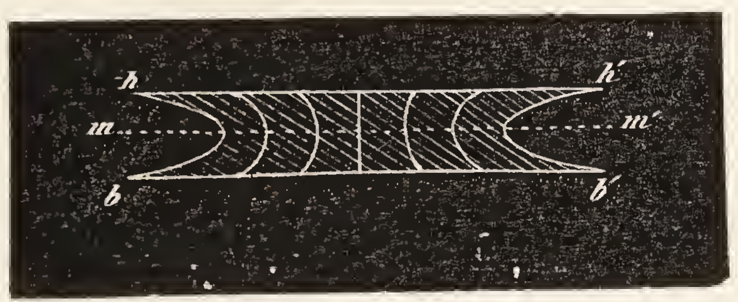


Fig. 47. — *h h'*, Face supérieure d'une coupe; *b b'*, Sa face inférieure. Ces deux faces ont subi le gonflement par imbibition; la partie moyenne, *m m'*, l'a éprouvé à un moindre degré.

Il faudrait des actions mécaniques tout à fait énergiques pour modifier cette dernière. Le muscle est alors lavé soigneusement, puis soumis à l'action successive de la gomme et de l'alcool. Quand le durcissement est achevé, je pratique des coupes, perpendiculairement à l'axe des fibres, et je les examine dans l'eau ou dans la glycérine. Les champs de Cohnheim se montrent, sur de pareilles préparations, avec une netteté suffisante. S'il s'agit d'un muscle de grenouille, les noyaux apparaissent au sein de la substance musculaire, contenus dans des logettes à bord festonné sur la forme desquelles ils se moulent, prenant l'empreinte de leurs parois. Les champs situés au pourtour de la fibre font saillie comme des festons sur son bord, et, ce qui montre bien qu'ils répondent aux sections transversales des cylindres primitifs, c'est que les angles rentrants des festons répondent au fond des raînures qui dessinent, sur une vue longitudinale de la fibre, les limites des cylindres primitifs. On peut très-facilement constater ce dernier détail sur des coupes un peu épaisses que l'on a comprimées légèrement avec la pointe des aiguilles à dissocier, de manière à déjeter légèrement leurs bords.

Si maintenant nous dissocions à l'aide des aiguilles, de la pince et des ciseaux, un muscle de grenouille fixé dans sa forme par l'acide osmique, et si, après l'avoir convenablement colorée à l'aide du picrocarminate d'ammoniaque, nous soumettons la préparation à l'action de l'acide acétique cristallisable, *le sarcolemme est ramolli au bout d'un certain temps*. Probablement aussi le ciment qui unit, dans le sens longitudinal, les cylindres primitifs les uns aux autres, subit des modifications, car il suffit, après avoir introduit, par capillarité, de la glycérine sous la lamelle, de presser à plusieurs reprises sur celle-ci, à l'aide des aiguilles à dissocier, pour voir le faisceau primitif se désagréger et se décomposer plus ou moins complétement en ses cylindres primitifs. Ces derniers sont régulièrement

striés en travers, ils se montrent séparés les uns des autres par des sillons rectilignes souvent remplis de granulations graisseuses qui, colorées par l'osmium réduit, se montrent sous la forme de grains d'un noir de bistre. Enfin, dans ces mêmes interstices qui contiennent les granulations protoplasmiques, sont placés les noyaux musculaires présentant à leur surface l'empreinte des cylindres primitifs adjacents (*Fig. 48*).

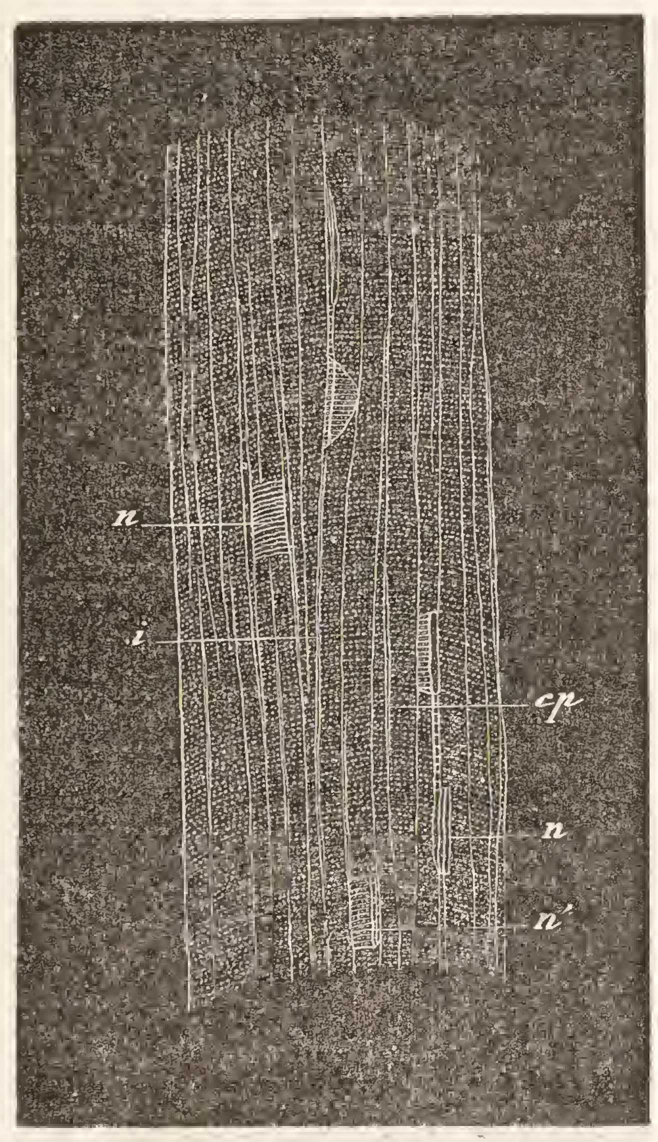


Fig. 48. — Fragment d'un faisceau primitif du couturier de la grenouille (acide osmique, picrocarminate, acide acétique, compression légère). — *cp*, Cylindres primitifs; *i*, leurs intervalles; *n*, noyau vu de profil. — *n'*, noyau vu de trois quarts; *n''*, noyau vu de face.

Ainsi les cylindres primitifs des muscles striés des animaux supérieurs sont juxtaposés pour former la substance musculaire. Ils sont séparés par des espaces linéaires contenant des granulations graisseuses et des noyaux. Ces derniers sont toujours extérieurs aux cylindres de substance musculaire, fait important que je signale ici et sur lequel je m'appuierai plus tard pour préciser la signification morphologique des diverses parties constituantes d'une même fibre musculaire striée. Actuellement, je dois vous faire seulement remarquer, Messieurs, combien la constitution d'un muscle ainsi conformé est analogue à celle des muscles moteurs des ailes des insectes. Ces éléments contractiles, qui paraissent au premier abord si singuliers, qui sont for-

més d'une série de prismes de substance musculaire plongés dans une masse de granulations graisseuses contenant des noyaux, ne diffèrent nullement au fond d'un muscle ordinaire. Dans ce dernier seulement les cylindres primitifs sont plus serrés et accolés de manière à ne pouvoir être que difficilement isolés les uns des autres. Hors de là l'analogie est complète. Les prétendues fibrilles élémentaires de muscles moteurs des ailes des insectes sont, en effet, des cylindres primitifs ou collections de fibrilles puisqu'elles se divisent elles-mêmes fréquemment en filaments contractiles minuscules, et ces cylindres sont unis en faisceau par les trachées comme ceux d'un muscle de grenouille ou de lapin le sont par leur enveloppe sarcolemnique: là seulement se bornent les différences.

Examinons maintenant de plus près les rapports des noyaux avec la substance musculaire proprement dite. Nous avons vu que la règle constante est qu'ils soient placés en dehors des cylindres primitifs, et compris dans les espaces fusiformes interceptés par ces derniers. Leur situation dans l'intérieur du faisceau primitif considéré dans son entier est au contraire absolument variable. Tantôt ils sont disposés absolument de la même manière que dans les fibres lisses et dans les cellules contractiles du myocarde, c'est-à-dire au milieu même du faisceau primitif ; cette disposition existe notamment dans les muscles des pattes des Cicindelles. Les fibres musculaires de ces insectes sont creusés à leur centre comme d'un canal, parallèle et concentrique à leur axe, et contenant les noyaux plongés dans une masse continue de protoplasma granuleux. La même disposition existe dans les muscles des mammifères en voie de développement, ainsi que je vous le montrerai plus tard. Chez les reptiles, les batraciens tels que les grenouilles, et bon nombre d'oiseaux, les noyaux sont placés, non plus régulièrement en série dans un boyau protoplasmique médian, mais irrégulièrement

au sein de la substance musculaire, dont les cylindres primitifs s'écartent et forment entre eux des espaces stellaires pour les recevoir.

Chez les mammifères pourvus de muscles rouges et de muscles pâles, on voit les noyaux des muscles rouges se comporter à peu près de la même manière que ceux des muscles de la grenouille, c'est-à-dire être contenus, en assez petit nombre il est vrai, au sein de la substance contractile. Mais déjà la plupart d'entre eux s'est placée, à la périphérie du faisceau primitif, dans des logettes ou cupules interceptées d'un côté par le sarcolemme, de l'autre par l'écartement de deux cylindres primitifs super-

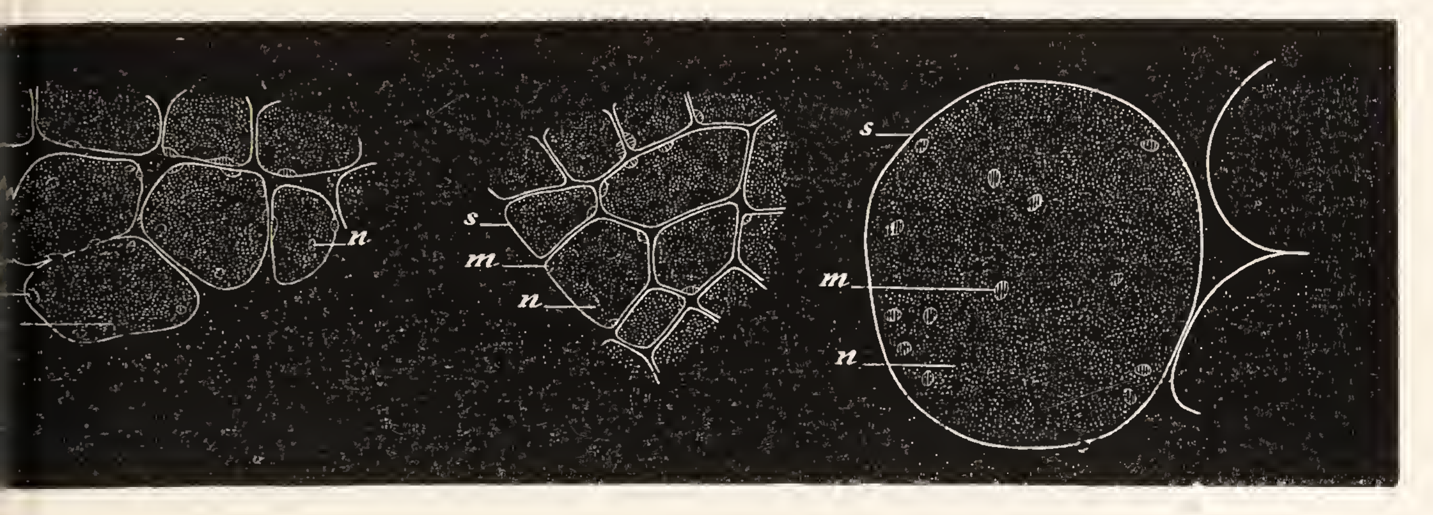


Fig. 49. — Demi tendineux (Lapin). — Grand adducteur (Lapin). — Couturier de la grenouille ; *m*, substance musculaire ; *n*, noyaux ; *s*, sarcolemme.

ficiels et adjacents l'un à l'autre. Ainsi les noyaux profonds deviennent de plus en plus rares. Ils sont totalement absents dans tous les muscles blancs du lapin, dans les muscles du chien, de l'homme, etc., où tous les noyaux sont superficiels, c'est-à-dire placés sous le sarcolemme comme il vient d'être dit (*Fig. 49*).

Que déduire de semblables faits? On peut conclure évidemment tout d'abord qu'il n'y a point de loi générale et absolue présidant à la distribution des noyaux musculaires au sein de la substance contractile.

En second lieu, on peut faire la remarque que, plus la proportion des noyaux est grande par rapport à la substance

contractile qui les environne, plus le muscle est embryonnaire. L'on peut dire enfin qu'un pareil élément est moins complétement différencié, c'est-à-dire transformé en un appareil contractile et spécialisé dans ce sens.

Les muscles pâles, dont la contraction se produit avec rapidité, brusquerie, énergie, et qui peuvent répéter cette dernière à très-brefs intervalles, sont, par exemple, ceux de tous qui ont le moins de noyaux pour un même volume de substance musculaire proprement dite. Ainsi chez eux tout est pour ainsi dire accaparé par la contractilité. Ce qui reste de la cellule embryonnaire initiale est une part minime, qui compte à peine dans le système. Un second corollaire à déduire des faits que nous venons d'observer est que, d'une manière générale, plus les noyaux musculaires sont rapprochés de la périphérie du faisceau primitif, c'est-à-dire reportés vers le sarcolemme au fur et à mesure du développement, plus le muscle lui-même présente une organisation avancée et complète.

II. *Rapports des faisceaux primitifs des muscles striés avec les pièces du squelette.* Les faisceaux primitifs des muscles striés des deux ordres sont reliés aux pièces du squelette, sur lesquelles ils sont destinés à agir,par l'intermédiaire de tendons. On a signalé des exceptions à cette loi générale, mais ces exceptions sont restées jusqu'ici douteuses. Je ne vous ferai point ici, messieurs, l'analyse histologique détaillée du tissu conjonctif des tendons,cette étude ressortit de celle du tissu conjonctif considéré en général. Il me suffira de vous rappeler que les cordes tendineuses sont composées de faisceaux de tissu conjonctif, tous parallèles entre eux.

Les faisceaux tendineux sont de la sorte décomposés en unités comparables jusqu'à un certain point aux faisceaux primitifs des muscles. Dans les espaces interceptés entre les tendons qu'on pourrait aussi appeler primitifs, et jamais dans leur intérieur, sont disposées des cellules plates, unies

entre elles bout à bout de manière à former des chaînes continues dans le sens longitudinal. Ces cellules sont formées d'une masse minime de protoplasma renfermant un noyau qui n'occupe ordinairement pas leur partie centrale, mais disposé d'ordinaire à l'une des extrémités de l'élément, et séparé seulement du noyau de la cellule qui est au-dessus par un léger pont de substance protoplasmique, traversé par la ligne du ciment intercellulaire. Les cellules tendineuses sont de la sorte régulièrement ordonnées par rapport aux faisceaux connectifs, à la surface convexe desquels elles sont appliquées comme des tuiles courbes de même rayon. Pressées entre ces faisceaux, et occupant les espaces, (stellaires sur les coupes transversales, prismatiques sur les coupes longitudinales,) qu'ils laissent entre eux, elles sont sillonnées de crêtes rectilignes qui se poursuivent sur leurs noyaux, et que j'ai décrites ailleurs sous le nom de *crêtes d'empreinte*. Je ne reviendrai pas ici sur le mécanisme qui préside à la formation de ces reliefs, et qui est du reste identique avec celui en vertu duquel les noyaux musculaires, interposés entre les cylindres primitifs, présentent des crêtes analogues.

Les éléments cellulaires des tendons, ainsi que la plupart de ceux du tissu connectif modelé, subissent, dans certaines circonstances, des modifications profondes. Au voisinage des pièces cartilagineuses du squelette auxquelles les tendons s'insèrent, on les voit prendre graduellement le caractère des cellules cartilagineuses. Lorsque, dans d'autres circonstances, les tendons s'ossifient, elles se peuvent transformer en cellules osseuses.

Il importe de savoir maintenant comment le tendon est uni à l'os ou au cartilage. Cette question a été jusqu'ici assez controversée. Kölliker pensait, en effet, que tantôt le tendon se perdait dans le périoste, tantôt venait se fixer sur les saillies ou dans les anfractuosités offertes par la surface de l'os, et qu'à ce niveau existait une simple *soudure*. C'est là,

Messieurs, une erreur complète. Il n'existe pas seulement ici, en effet, une simple juxta-position de la pièce du squelette et du tendon, l'union entre les deux est à la fois bien plus intime et plus solide. Vous savez que dans les os cartilagineux des embryons et des jeunes animaux les tendons sont attachés au cartilage. Comment s'effectue cette union? Prenons le calcanéum encore cartilagineux d'un embryon humain ou d'un lapin de quelques semaines, enlevons-le avec le tendon d'Achille qui lui fait suite, et traitons successivement cet objet par l'alcool fort, la gomme et l'alcool. Lorsque le durcissement est devenu suffisant, pratiquons des coupes parallèlement à la direction des faisceaux tendineux et intéressant à la fois le tendon et le cartilage auquel il s'insère; examinons enfin ces coupes, convenablement montées, à l'aide de la lumière polarisée. Dans ces conditions tout ce qui est substance cartilagineuse paraît monoréfringent, le tissu tendineux au contraire est biréfringent. Ceci revient à dire que lorsque les nicols sont croisés, et que le champ du microscope est devenu obscur, tout ce qui appartient au tendon paraît brillant, quand l'axe des faisceaux tendineux n'est pas parallèle aux plans de polarisation des nicols, tandis que tout ce qui appartient au cartilage reste obscur. L'on reconnaît alors que la pénétration

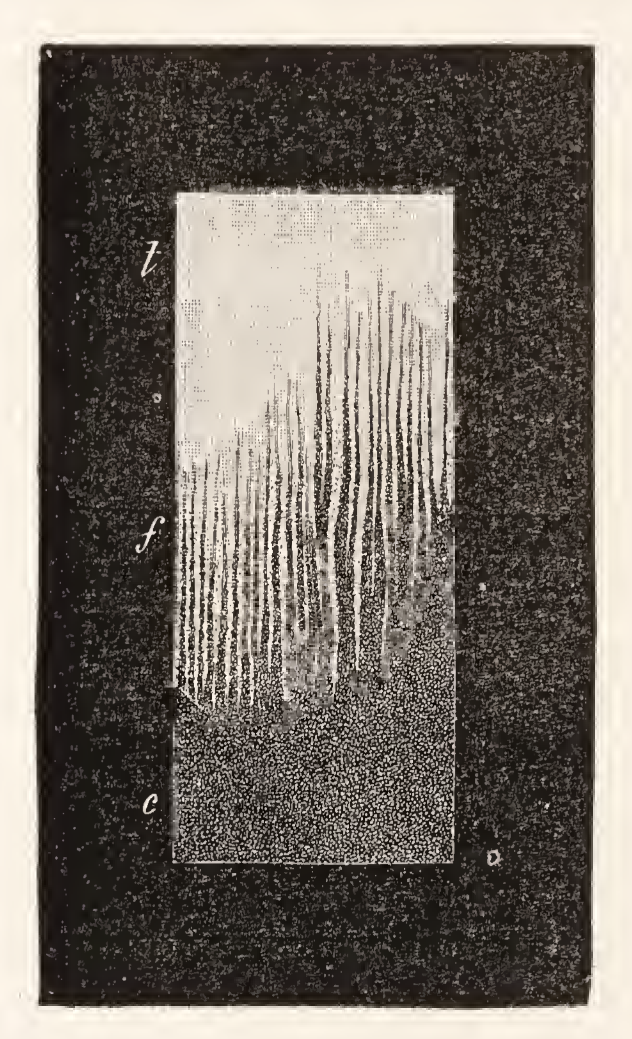


Fig. 50. — Coupe du calcanéum d'un jeune lapin au niveau du point, etc., le tendon s'insère au cartilage.— *t*, tendon. *c*, Cartilage. *f*, Zone d'union des deux.

de la substance du tendon dans celle du cartilage s'effectue de telle façon que l'union des deux est absolument intime. Les faisceaux connectifs brillants s'effilent en pinceau et pénètrent profondément le cartilage comme le feraient les poils d'une brosse que l'on aurait enfoncée dans une masse molle. Les traînées de substance cartilagineuse se comportent de la même façon, et remontent dans l'épaisseur du tendon sous forme de bandes obscures qui s'effilent peu à peu, puis disparaissent insensiblement dans la substance anisotrope. En un mot la fusion est ici complète, le passage entre le tendon et le cartilage insensible, et la solidarité des deux complétement assurée par cette disposition (*Fig. 50*).

Cette union intime des tendons et des pièces du squelette sur lesquelles ils s'insèrent peut être encore démontrée d'une autre façon. Si l'on examine le fémur d'un embryon de mammifère, cet os, incomplétement développé, présente au lieu et place de la ligne âpre, saillante chez l'adulte, une rainure profonde qui règne tout le long de l'os et qui le creuse d'une gouttière. Cette gouttière est comblée par une ligne d'insertion tendineuse, et les faisceaux connectifs pénètrent sur ce point profondément dans le cartilage embryonnaire, de la même façon que ceux du tendon d'Achille dans l'épaisseur du calcanéum cartilagineux, et que, d'une manière générale, tous les tendons qui s'attachent à une pièce cartilagineuse du squelette. (Exemple : le ligament rond de l'extrémité supérieure du fémur). Mais si l'on suit les progrès du développement, l'on voit peu à peu se combler la gouttière de la ligne âpre, et cette dernière se montrer en fin de compte sous la forme d'une crête osseuse. Que s'est-il passé dans ce cas? Peu à peu, l'ossification s'est poursuivie en remontant de l'os dans le tendon d'insertion. Les cellules tendineuses se sont transformées en corpuscules osseux, les faisceaux connectifs se sont calcifiés, et on les retrouvera, dans l'os adulte, sous la forme de fibres de

Sharpey, s'enfonçant dans l'épaisseur de l'os vrai jusqu'au voisinage du canal médullaire, se poursuivant d'autre part dans le tendon, et s'y continuant enfin avec les faisceaux connectifs de ce dernier; tant l'union est intime, et la pénétration réciproque de l'os et du tendon complète et profonde.

DIX-HUITIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — I. Etude des rapports des tendons et des faisceaux musculaires primitifs au niveau de leur ligne de démarcation. Discussion des opinions de Kölliker et de Weissmann. — Méthodes de l'auteur, étude de l'union du muscle et du tendon chez la grenouille soumise à la température de 55°; Chez l'hippocampe. — L'union des muscles et des tendons est encore insuffisamment connue. — II. Mode de terminaison de la substance contractile à l'extrémité du faisceau primitif: Opinion d'Amici. Présomption d'existence d'un ciment unissant la substance musculaire à la cupule tendineuse. — III. Rapports des faisceaux musculaires primitifs entre eux et avec le tissu conjonctif. Renseignements fournis par l'examen des coupes transversales. Faisceaux primitifs, secondaires, tertiaires, quaternaires, etc. — Disposition du tissu connectif intra-musculaire à l'égard des faisceaux primitifs. Bichat, Flemming, Lœwe. — Disposition réelle du tissu conjonctif intra-musculaire. Ses faisceaux sont dirigés d'une manière générale dans la direction des fibres musculaires. Il forme dans les intervalles de ces dernières un lacis de fibres connectives et non de gaînes membraneuses. — Cellules fixes. — Cellules lymphatiques. — Le tissu intra-musculaire de la grenouille est un sac lymphatique cloisonné incomplétement.— (*21 mars 1876.*)

Messieurs,

I. Messieurs, nous venons de faire l'étude sommaire des tendons; je vous ai montré comment ils se comportent au niveau de leur insertion sur l'os ou le cartilage, nous allons rechercher maintenant quel est leur mode d'origine, c'est-à-dire de la façon dont ils sont reliés aux masses musculaires qu'ils prolongent. Cette question n'est pas des plus simples, elle a servi depuis longtemps de prétexte aux controverses. Je ne vous rappellerai pas toutes les opinions différentes qui se sont produites dans la science à ce sujet, je vous dirai seulement que, dans sa première édition fran-

çaise, Kölliker avait résolu la question de la manière suivante. D'après lui, lorsque l'axe d'un muscle et celui du tendon qui lui fait suite sont disposés dans une même direction, la continuation des deux s'opère sans aucune ligne de démarcation. L'on voit simplement la striation du faisceau primitif disparaître et la structure changer, lorsque, de musculaire qu'il était, ce faisceau primitif devient tendineux.

La limite serait, on le conçoit, difficile à voir dans ce cas. Il en serait tout autrement, pour Kölliker, lorsque les faisceaux primitifs d'un muscle tombent obliquement sur le tendon auquel ils s'insèrent, c'est-à-dire quand le muscle présente la structure *pennée*, disposition très-fréquente du reste. Dans ce cas la fibre musculaire se terminerait brusquement, au-dessous d'elle commencerait le tendon, et il y aurait entre les deux une simple juxtaposition. Je vous ferai d'abord observer, Messieurs, que de pareilles différences, dans les rapports de muscles qui se distinguent seulement entre eux par des détails de texture, et de tendons qui sont identiques dans les deux cas, sont tout à fait difficiles à accepter *a priori* et même à concevoir en anatomie générale. La nature suit ordinairement des lois moins variables dans ses procédés. Dès 1861, d'ailleurs, Weissmann montra que le mode d'insertion du muscle au tendon est toujours identique. Pour établir ce fait, il se servit d'une méthode introduite dans la science par Moleschott, à savoir l'emploi de la potasse à 40 p. 100. Ce détail historique vous montre une fois de plus quelle est, en histologie, l'importance des méthodes ; chacune d'elles, au moment où elle se produit, et appliquée à l'étude d'une question controversée, y apporte en effet toujours des modifications plus ou moins considérables ; souvent elle fait faire à la science de notables progrès.

Weissmann enlève, sur un animal vivant, un muscle de petit volume (tel, par exemple, que le gastrocnémien de

la grenouille); il le plonge dans quelques centimètres cubes d'une solution aqueuse de potasse à 40 p. 100. Au bout d'une heure, par la simple action des aiguilles à dissocier, on peut séparer les uns des autres les faisceaux primitifs qui constituent, par leur réunion, la masse musculaire. Ces derniers se montrent alors isolés dans toute leur longueur; si l'on a opéré avec précaution, on voit à chacune de leurs extrémités leurs deux chefs avec leur configuration normale. La méthode enseigne donc un premier fait, à savoir que chacune des fibres musculaires possède une individualité propre. J'ai insisté déjà, du reste, sur ce sujet et je n'y reviendrai pas maintenant en détail. Weissmann indiqua de plus : 1° que pour les muscles rectilignes avec leurs tendons ou insérés angulairement sur ces derniers, le mode d'union paraît identique ; 2° que les faisceaux musculaires primitifs, en arrivant sur le tendon se terminent toujours brusquement, soit par une extrémité arrondie, soit en affectant une configuration dentelée ; 3° que le sarcolemme enfin existe tout aussi bien sur le chef terminal de la fibre musculaire que dans sa continuité, qu'il l'enveloppe sur ce point comme le fait un doigt de gant, et que la potasse dissout simplement un ciment particulier qui réunit, à ce niveau, le faisceau musculaire primitif au cordon tendineux qui lui fait suite.

Les conclusions de Weissmann ne vous paraîtront certainement pas toutes immédiatement acceptables. Vous vous souvenez en effet, Messieurs, que je vous ai montré, dès le début de ce cours, que les solutions de potasse à 40 p. 100 ne respectent nullement l'intégrité du sarcolemme. Bien loin de là, ce dernier est au contraire absolument dissous au bout de peu de temps sous l'action de l'alcali, et la substance musculaire respectée est absolument mise à nu. Comment donc un pareil procédé peut-il servir à démontrer que le sarcolemme enveloppe de toutes parts la substance contractile, aussi bien à ses extrémités qu'en son

milieu? Ceci nous montre que la question n'est point résolue et que de nouvelles recherches sont nécessaires sur ce point particulier.

J'ai tout d'abord entrepris la vérification des assertions de Weissmann en suivant de point en point sa méthode. Vous pourrez voir des faisceaux primitifs isolés par son procédé. L'extrémité de ces faisceaux présente une configuration des plus variables. Chez la grenouille elle est plus ou moins irrégulièrement dentelée, chez le lapin l'on remarque quelques détails intéressants. Si l'on observe certaines extrémités de fibres offrant l'apparence pénicillée, l'on reconnaît souvent que leurs dentelures sont formées par des cylindres primitifs réunis deux à deux, trois à trois, ou même complétement isolés. Certains se poursuivent plus loin que les autres, ce qui donne à l'extrémité du faisceau l'aspect d'un pinceau dont un certain nombre de poils auraient été cassés. Dans tous les cas le faisceau primitif ne se termine pas constamment par une courbe continue.

Pour bien voir la disposition d'un muscle penniforme, à sa terminaison, et le rapport de ces faisceaux primitifs avec les tendons, il faut modifier le procédé de la façon suivante. Et, tout d'abord, vous n'ignorez pas que les muscles pennés s'insèrent ordinairement, tout le long de leur parcours, non sur des tendons d'apparence funiculaire, mais bien sur des expansions tendineuses qui se prolongent sur l'une des faces du muscle en l'enveloppant comme un cornet de papier fait d'un bouquet. Telle est, par exemple, la disposition présentée par le gastrocnémien de la grenouille commune ; une expansion nacrée du tendon d'Achille l'embrasse en arrière et reçoit ses fibres courtes et obliques. Un pareil muscle est disposé sur une lame de verre de façon que son expansion tendineuse repose sur cette lame. La majeure partie de la masse musculaire épaisse est retranchée à l'aide de ciseaux courbes sur le plat. Quand il n'y a plus sur la lame de verre que le tendon

membraniforme garni d'une mince couche de muscles, cette membrane est tendue exactement, puis à l'aide d'une aiguille courbe, on trace une raie comme celle qu'on fait sur la tête, à l'aide du peigne, pour séparer les cheveux. On rejette de la sorte les faisceaux primitifs de chaque côté du trait en les divisant en deux groupes, mais tous ces faisceaux ainsi séparés venant s'insérer au niveau même de la raie, l'on peut observer sur ce point leur mode d'union avec leurs tendons. L'observateur n'est plus, en effet, gêné par des plans superposés de fibres musculaires.

J'ajoute à la préparation, ainsi disposée et recouverte d'une lamelle, quelques gouttes d'une solution de potasse à 40 0/0 que je fais pénétrer par capillarité. Chaque faisceau primitif se continue isolément avec un petit tendon minuscule qui va ensuite se perdre dans l'expansion tendineuse et que je puis observer à loisir. Au bout de quelques minutes, et sous l'action de l'alcali, la substance musculaire de chaque faisceau se rétracte légèrement. Entre le tendon et l'extrémité de la fibre on voit alors se produire un petit espace semi-lunaire. Le tendon paraît terminé par une petite cupule concave qui reçoit l'extrémité convexe du faisceau. Cette cupule s'agrandit; enfin au bout d'un certain temps la substance musculaire de la fibre, continuant à se rétracter en s'éloignant du tendon, en est complétement séparée. Mais à ce moment le sarcolemme est dissous et il est impossible de juger s'il se prolongeait ou non sur l'extrémité du faisceau musculaire.

Pour juger la question, il faut encore ici tourner la difficulté en recourant à une autre méthode. Une grenouille vivante est jetée dans une capsule contenant de l'eau à 55 degrés ; elle entre presque aussitôt en rigidité et meurt rapidement comme je vous l'ai fait voir. Au bout d'un quart d'heure environ, elle est retirée de son bain d'eau chaude, et je dispose, avec de grandes précautions, l'expansion tendineuse d'un de ses gastrocnémiens sur une

lame de verre ; je la tends, j'y pratique une raie absolument comme il vient d'être dit, et en opérant sous l'eau afin de tirer le moins possible sur les faisceaux primitifs que j'écarte les uns des autres. La préparation est colorée à l'aide du picrocarminate d'ammoniaque à 1 0/0 et examinée dans la glycérine. On observe alors très-nettement les particularités suivantes. (*Fig. 51.*)

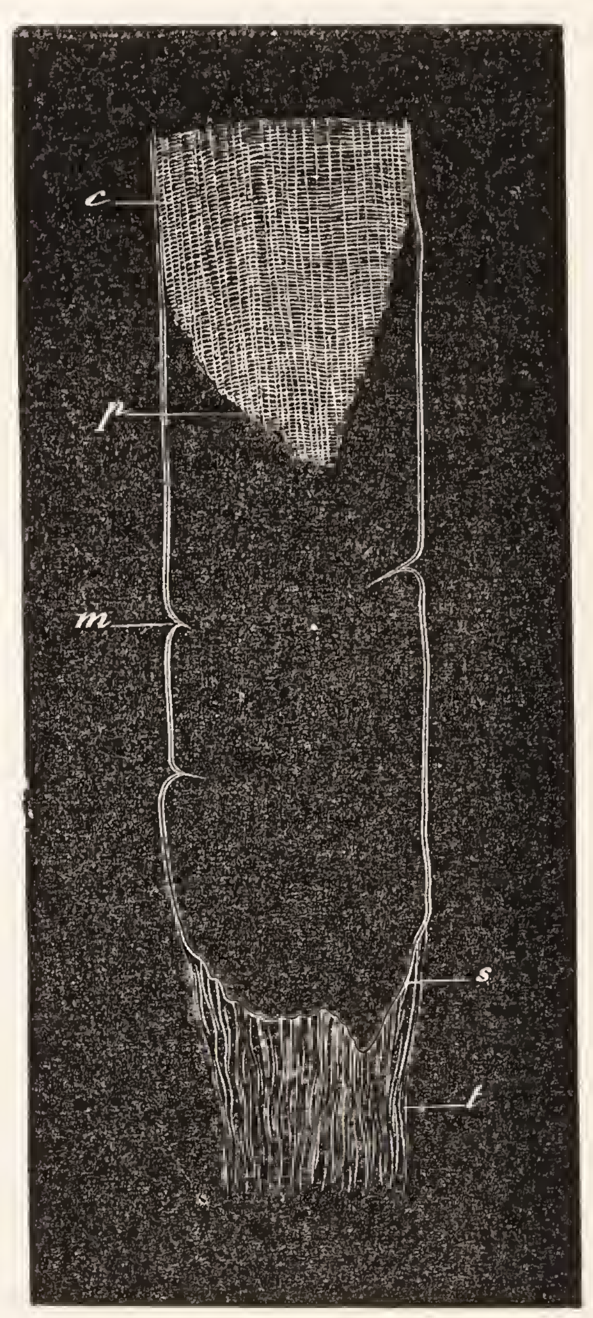


Fig. 51. — *C*, substance musculaire divisée longitudinalement en cylindres primitifs. — *p*, terminaison de ces cylindres. — *m*, sarcolemme. — *s*, le même réfléchi sur la cupule tendineuse du tendon, *t*.

Un grand nombre de faisceaux musculaires primitifs sont séparés, par un assez large espace, de la cupule terminale de leur tendon filiforme. Ils sont reliés à ce dernier par le sarcolemme qui forme un boyau vide et dans lequel la substance musculaire s'est rétractée. L'extrémité de cette substance est dentelée et chacune des dentelures qu'elle présente est formée par un ou plusieurs cylindres primitifs de Leydig. Cette séparation des fibres musculaires et des tendons s'effectue vraisemblablement au moment où l'animal saisi par l'eau chaude entre brusquement en rigidité et se maintient dans cette situation. Quoi qu'il en soit, il s'effectue alors un départ du plasma musculaire que remplit le boyau sarcolemmique d'une substance qui, ultérieurement coagulée par le refroidissement, paraît fine-

ment grenue et qui, ainsi que je m'en suis assuré, contient de la matière glycogène. Cette masse renferme en outre quelques noyaux nageant dans son intérieur. Au voisinage de sa terminaison, le tendon, de son côté, présente des noyaux allongés dans le sens de son axe, et qui sont ceux de ses cellules fixes. Des noyaux affectant la même direction, mais offrant d'ailleurs les caractères des noyaux musculaires superficiels, sont placés sous le sarcolemme mis à nu ; ce dernier, enfin, va de la substance musculaire rétractée au tendon qu'il rejoint. Il se recourbe en l'abordant au niveau de sa cupule et, sur ce point, s'amincit considérablement, de telle sorte qu'il est absolument impossible de le poursuivre avec certitude tout le long de la courbure de cette dernière. Si l'inflexion du sarcolemme au niveau de la terminaison cupuliforme du tendon semble indiquer qu'il la double dans toute son étendue, le fait ne peut néanmoins être tout-à-fait affirmé puisqu'on ne l'observe point nettement.

L'étude des muscles de certains poissons va nous fournir ici des données très-instructives, sinon la solution complète de la question qui nous occupe. Au point de vue des rapports des faisceaux primitifs avec les tendons, les muscles de la nageoire dorsale de l'hippocampe constituent l'objet d'étude le plus favorable (1). Lorsque, chez un hippocampe vivant, on a fait sauter avec des ciseaux un des côtés de la boîte osseuse biloculaire qui contient ces muscles, on les aperçoit au milieu d'un tissu muqueux transparent, accompagnés de leurs vaisseaux et de leurs nerfs. Il convient de les fixer en place par l'action de l'acide osmique à 1 p. 200, pour la raison qu'ils sont à la fois ex-

(1) La boîte osseuse qui contient les muscles de la nageoire est divisée en deux parties latérales par une cloison longitudinale formée par les arêtes de cette nageoire elle-même. De chaque côté de cette cloison sont rangés de petits muscles coniques qui possèdent des tendons distincts accompagnés de leurs vaisseaux et de leurs nerfs. Toutes ces parties délicates et rétractiles sont plongées au sein d'un tissu muqueux transparent.

trèmement délicats et très-rétractiles. Au bout de 24 heures ils sont fixés dans leur forme, rigides, et on les peut enlever et dissocier à loisir sous l'eau en leurs faisceaux primitifs. Chacun de ces faisceaux possède son tendon distinct et le tendon du muscle entier provient de l'union de tous ces petits tendons. Cette disposition est tout à fait favorable à l'observation de l'union du tendon et du muscle, observation qui, d'ailleurs, est en outre singulièrement facilitée par la façon dont le sarcolemme se comporte à l'égard de la substance musculaire.

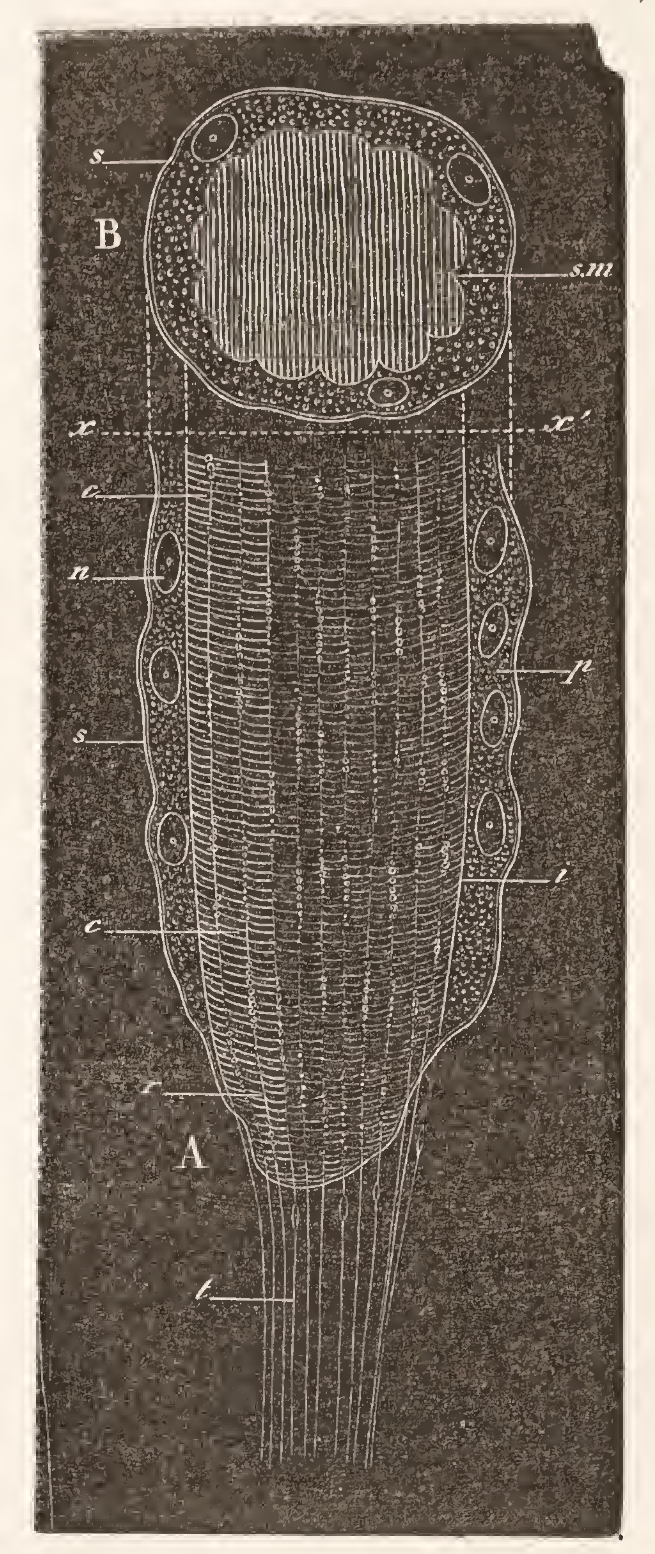


Fig. 52. — *Faisceau primitif d'un muscle d'hippocampe.* — A, vue longitudinale de l'union du muscle et du tendon. — *t*, tendon. — *c*, cylindres primitifs. — *r*, leurs intervalles remplis de granulations graisseuses.— *s*, sarcolemme.— *p*, protoplasma semé de noyaux, *n*. — *i*, limite du faisceau et du protoplasma. — B, coupe transversale du même faisceau. — *s*, sarcolemme. — *s. m*, substance musculaire.

Le sarcolemme est en effet distant de la masse contractile du faisceau primitif au lieu d'être appliqué à sa surface. L'intervalle est occupé par une masse granuleuse parsemée de noyaux volumineux. La substance musculaire se termine par un cône dont le sommet est mousse et dont la surface est irrégulière; le tendon, dont le diamètre est la moitié de celui du faisceau primitif, s'élargit à son extrémité en un cône creux

qui s'applique exactement sur le cône plein formé par la terminaison de la fibre musculaire. Le sarcolemme, qui, de chaque côté du faisceau, représente une sorte de sac, vient, en se recourbant, se fixer sur la ligne de séparation du muscle et du tendon et se confondre avec elle (*Fig. 52*).

Mais se poursuit-il au-delà de ce point? s'insinue-t-il entre le muscle et le tendon ou se prolonge-t-il sur ce dernier pour lui former une gaîne ? Ce sont là autant de questions auxquelles il est difficile de répondre aujourd'hui d'une manière absolue. Cependant comme la masse granuleuse qui double le sarcolemme s'arrête brusquement au niveau de l'union du faisceau primitif et du cordon tendineux, il est probable que le sarcolemme, se poursuivant sous forme d'une mince ligne brillante, est considérablement atténué et perd une partie de ses caractères en passant entre l'extrémité terminale de la fibre et la cupule tendineuse. Le trait brillant que l'on observe à l'union des deux substances et qui se continue avec le sarcolemme, pourrait peut-être même représenter, un simple ciment.

Que devons-nous conclure, Messieurs, de ces observations diverses? Simplement qu'il y a, entre le sarcolemme et le tendon, une union très-intime ; qu'il n'est point certain à l'heure qu'il est que l'extrémité des faisceaux primitifs soit recouverte par le sarcolemme, reflèchi sur elle comme une calotte et interposé entre la substance musculaire et la cupule terminale du tendon. Il est possible qu'à ce niveau le sarcolemme soit remplacé par une mince couche de ciment, mais cette membrane ne persiste pas ici avec ses caractères optiques ordinaires, et le double contour indicateur de sa présence. Je dois ajouter en outre que l'opinion de M. Ch. Robin, en vertu de laquelle on devrait considérer le muscle comme simplement maintenu en rapport avec le tendon par le vide virtuel existant entre la fibre et sa cupule tendineuse, ne saurait être maintenue en présence de ce fait qu'il n'existe, chez

l'hippocampe, aucune trace d'une zone granuleuse entre l'extrémité du faisceau primitif et la naissance du tendon. Si le vide existait entre les deux, la couche demi-liquide contenue dans le manchon formé par le sarcolemme, se répandrait, en effet, dans la cupule et la séparerait du chef terminal du faisceau musculaire. Tout n'est donc pas encore dit sur cette question qui doit être, je pense, réétudiée plus tard en détail, et abordée à l'aide de méthodes nouvelles destinées à éclaircir les difficultés qui subsistent.

II. Nous devons examiner maintenant une autre question, connexe de la précédente, et qui surgit naturellement dans l'esprit. Nous avons vu que le faisceau musculaire se termine le plus souvent par une série de cylindres primitifs qui sont, au niveau de l'extrémité, moins étroitement accolés que dans la continuité de la fibre, et qui présentent une striation transversale nette et régulière.

Mais comment finit cette striation ? Les cylindres primitifs terminaux, à leur extrémité libre, présentent-ils un disque épais, un espace clair ou un disque mince? Sans s'exprimer explicitement à ce sujet dans son texte, Amici, (*Archives de Virchow*, 1859) semble avoir résolu implicitement la question par une figure très-nette. D'après cette figure, la fibre musculaire se termine par un disque mince. En second lieu, au voisinage de leur terminaison, les fibrilles élémentaires s'amincissent, les disques épais ne se présentent plus sous forme de cylindres droits, mais de cônes très-allongés, à sommet orienté vers l'origine du cordon tendineux. J'ai cherché à vérifier ces observations d'Amici; sur une grenouille vivante, le couturier est mis à nu, tendu exactement, maintenu dans cette position et fixé dans sa forme par une injection interstitielle d'acide osmique à 1 p. 100, poussée au niveau de l'insertion inférieure du mus-

cle. Ce dernier est ensuite détaché, lavé, et l'union du muscle et du tendon est examinée dans l'eau après dissociation convenable. La striation se montre très-régulière au voisinage de la terminaison de chacun des faisceaux primitifs; mais, à mesure que l'on se rapproche de la ligne d'union du muscle et du tendon, l'observation devient à la fois délicate et difficile. La dernière rangée de disques épais est, ainsi que l'avait indiqué Amici, formée par des prismes de substance musculaire très-allongés et terminés en pointe. Mais au-delà de cette dernière existe-t-il ou non un grain représentant le disque mince de la fibrille correspondante ? C'est là ce que je ne saurais affirmer ou nier catégoriquement. Ici encore, nous nous heurtons à une difficulté matérielle d'observation, qui ne peut être guère levée que par l'introduction de nouveaux procédés d'étude. Il est cependant probable qu'entre la cupule tendineuse, doublée vraisemblablement d'une expansion amincie du sarcolemme, et la substance musculaire proprement dite, représentée à sa terminaison par le dernier rang des disques épais, existe une substance cimentante particulière, qui, peut-être, n'est autre chose qu'une bande claire analogue à celles qui unissent, dans le sens transversal, les disques superposés de substance contractile.

III. *Rapports des faisceaux musculaires entre eux.* — Les rapports réciproques des fibres musculaires entre elles et avec le tissu connectif doivent maintenant nous occuper. C'est par l'union des faisceaux primitifs que se forment les masses musculaires, et leur arrangement varie, dans certaines limites, avec la forme générale des muscles. Considérons d'abord un muscle dont tous les faisceaux primitifs sont parallèles, tel par exemple que le couturier de la grenouille, ou le couturier du chien.

La méthode d'examen est ici très-simple : le muscle est

convenablement isolé et tendu, après quoi on l'abandonne à la dessiccation rapide (dans une étuve à 37° par exemple) ou bien il est congelé, ou encore durci dans l'acide chromique, la gomme et l'alcool, etc. Ces diverses méthodes peuvent être toutes, en effet, presque indistinctement employées dans le cas présent. L'on pratique ensuite dans le muscle durci de minces coupes transversales, qui sont colorées par le carmin, l'hématoxyline ou le picro-carminate d'ammoniaque à 1 p. 100, et que l'on examine enfin dans la glycérine.

Dans ces conditions, le couturier de la grenouille paraît homogène, c'est-à-dire que tous ses faisceaux primitifs, légèrement rendus polyédriques par pression réciproque, sont disposés les uns à côté des autres sans affecter de groupements particuliers. Il n'en est pas ainsi des muscles des mammifères. Ici les fibres musculaires sont réunies en fascicules par des bandes de tissu connectif, et forment des faisceaux secondaires composés par la réunion des primitifs. Ces faisceaux sont eux-mêmes unis pour former des faisceaux plus volumineux qu'on pourrait appeler tertiaires, et ces derniers se groupent en quaternaires. Cette division en faisceaux d'ordre croissant donne à la surface de coupe un aspect caractéristique et élégant. Le muscle tout entier est entouré d'une enveloppe fibreuse, ou fascia extérieur, d'où partent des cloisons qui se ramifient dans l'intérieur et deviennent de moins en moins épaisses, se subdivisant pour envelopper les faisceaux musculaires des divers ordres. Il importe de savoir maintenant comment sont constituées ces cloisons.

Les anatomistes anciens et, avec eux, Bichat, pensaient « qu'outre l'enveloppe générale du muscle, chaque faisceau a une enveloppe moindre, chaque fibre une enveloppe encore moins considérable, chaque fibrille une gaîne presque insensible, quoique réelle, et qu'on peut se représenter le tissu cellulaire des muscles comme for-

» mant une série d'enveloppes successivement décrois-
» santes. » (Bichat. *Anat. génér.*, p. 525.)

Les fibres musculaires glisseraient dans ces gaînes comme le font les tendons dans leurs coulisses. Cette idée ancienne a été reproduite de nos jours par Flemming, qui admet que les faisceaux primitifs sont réunis entre eux par des membranes vraies. Lœwe est allé plus loin et pense que le tissu connectif intra-musculaire est formé de gaînes emboîtées les unes dans les autres. Cette assertion, qui se rapproche de l'opinion soutenue par Axel Key et G. Retzius par rapport au tissu conjonctif intra-fasciculaire des nerfs, a grand besoin d'être contrôlée. L'on ne voit les faisceaux musculaires séparés les uns des autres par des travées conjonctives, formant un réseau continu, que sur les coupes transversales. Les coupes longitudinales ne fournissent aucune image qui puisse être rapportée à la section de membranes minces, continues, et interposées entre les faisceaux musculaires primitifs adjacents entre eux. Si l'on étudie le tissu connectif intra-musculaire à l'aide de la méthode des injections interstitielles, on peut du reste se convaincre facilement de l'erreur de Flemming et de Lœwe. Le couturier du chien est découvert chez l'animal vivant, et l'on pratique dans sa masse une injection interstitielle d'acide osmique à 1 p. 200. Il ne se forme point de boule d'œdème, l'injection file entre les faisceaux primitifs ou secondaires dans la direction de l'axe du muscle, parce que latéralement elle est arrêtée dans sa diffusion par le refoulement des fibres musculaires qui s'accolent les unes aux autres et forment un véritable cylindre creux, à l'intérieur duquel se poursuit la marche du liquide injecté. Dans ce cylindre sont contenus un certain nombre de faisceaux primitifs écartés les uns des autres et reliés par le tissu connectif intra-musculaire. Ces faisceaux, isolés convenablement sur la lame de verre, se montrent simplement séparés par des fibres connectives entrecroisées de diverses ma-

nières et nullement par des membranes vraies. Les faisceaux connectifs, entre lesquels on ne rencontre que peu ou point de fibres élastiques très-grêles, sont eux-mêmes d'une grande petitesse dans l'intérieur des faisceaux secondaires, c'est-à-dire dans l'intervalle des fibres musculaires. Ils deviennent un peu plus gros dans les faisceaux tertiaires, puis volumineux dans les faisceaux de quatrième ordre. Dans l'intervalle des faisceaux conjonctifs on rencontre des cellules fixes, plates, souples, se plissant de mille manières comme des étoffes, et formées par une lame mince de protoplasma transparent renfermant un noyau. Outre ces cellules on en trouve d'autres, constituées par une masse de protoplasma grenu, irrégulière ou arrondie ; ce sont les cellules lymphatiques qu'autrefois Kühne avait décrites comme les cellules fixes du tissu connectif intra-musculaire chez la grenouille. Il les avait vues animées de mouvements amiboïdes actifs. Ce seul fait montre l'erreur dans laquelle il était tombé, car, d'une manière générale, je dois vous faire observer, Messieurs, que ni les endothéliums, ni les cellules fixes du tissu connectif, qui leur ressemblent à beaucoup d'égards, ne sont animées de mouvements amiboïdes, sinon lorsqu'elles sont modifiées par l'inflammation.

La direction générale des faisceaux du tissu conjonctif intra-musculaire est ordinairement celle des faisceaux primitifs du muscle, qu'ils unissent et qu'ils séparent. A la périphérie et dans les grosses travées connectives interposées aux faisceaux de second et de troisième ordre, le tissu conjonctif suit la direction des vaisseaux et des nerfs qu'il accompagne. Mais, arrivés dans l'intérieur des faisceaux secondaires, c'est-à-dire entre les fibres musculaires elles-mêmes, les faisceaux de tissu conjonctif s'intriquent dans tous les sens, leur direction est cependant, en général, parallèle à celle des éléments du muscle, mais les fibres connectives transversales sont encore nombreuses, surtout

au voisinage des terminaisons nerveuses. C'est cette disposition qui rend ces dernières particulièrement difficiles à observer, si l'on n'a soin de dissoudre préalablement, à l'aide d'un acide dilué, tel que l'acide chlorhydrique à 1 p. 1.000, le tissu connectif qui les masque.

Telle est la disposition générale du tissu connectif intramusculaire des vertébrés supérieurs, mais chez les batraciens anoures, et chez la grenouille en particulier, cette disposition est, nous l'avons déjà dit, beaucoup plus simple. Le muscle forme, en effet, alors, une masse homogène, limitée à sa périphérie par les expansions aponévrotiques des tendons d'insertion. De ces expansions partent des faisceaux connectifs qui cloisonnent la masse musculaire et qui sont, à peu près partout, dirigés de la même façon, c'est-à-dire dans un sens parallèle à celui des faisceaux musculaires. Poussons dans un de ces muscles, le gastrocnémien de la grenouille, par exemple, une injection interstitielle de bleu de Prusse rendu soluble dans l'eau. La liqueur bleue ne file plus, comme chez le chien, dans la direction des fibres du muscle, en se creusant un canal dans leur écartement. Elle se répand dans le muscle entier qui bleuit en masse. Il semble que nous ayons injecté une cavité ou une éponge. C'est qu'ici le tissu connectif est rudimentaire ; toutes ses mailles communiquent largement les unes avec les autres. Dans ces mailles incessamment parcourues par les éléments de la lymphe, et contenant les cellules lymphatiques douées de mouvements amiboïdes décrites par Kühne, sont plongés les faisceaux primitifs des muscles, comme dans un vaste sac lymphatique qui constitue leur milieu intérieur, et au sein duquel s'accomplissent tous les échanges nutritifs dont leur substance est le théâtre.

DIX-NEUVIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — Etude des vaisseaux des muscles striés. — I. Vaisseaux sanguins. Chaque muscle strié ne possède pas un réseau vasculaire sanguin particulier (bipolaire artério-veineux) ; il reçoit ses vaisseaux de différentes sources artérielles. — Procédés et méthodes d'injection et d'examen des vaisseaux des muscles. — Forme du réseau capillaire : Les mailles de ce réseau enveloppent les faisceaux primitifs comme d'un filet, les capillaires sont toujours extérieurs au sarcolemme. Les mailles du réseau sont rectangulaires : branches longitudinales, branches transversales. — II. Particularités spéciales aux vaisseaux sanguins des muscles rouges. Sinuosités des capillaires, leur grand diamètre, forme des mailles; elles sont moins allongées. Dilatations fusiformes sur la continuité des capillaires transversaux. Disposition analogue des origines des veinules. Ces modifications de la forme sont en rapport avec le mode lent et soutenu de la contraction des muscles rouges. — Lymphatiques des muscles striés et de leurs tendons. Système lymphatique du centre phrénique. Expériences de Recklinghausen, de Ludwig et de Schweigger-Seidel. — Lymphatiques dès expansions tendineuses. — Rapports du tissu connectif intra-musculaire des batraciens, représentant un sac lymphatique, avec les autres cavités lymphatiques de l'animal. — (*23 mars 1876*).

I. Messieurs, nous arrivons actuellement à l'étude des vaisseaux des muscles. Je commencerai par celle des vaisseaux sanguins, je décrirai ensuite les lymphatiques.

Chez aucun animal le muscle ne constitue une véritable individualité vasculaire. Je m'explique : le rein, par exemple, possède une circulation spéciale, autonome. Il

reçoit le sang artériel d'un seul tronc, l'artère émulgente; il verse le sang veineux dans un tronc également unique, la veine rénale. Aucun muscle n'est dans ce cas. Le couturier de la grenouille, aussi bien que celui du lapin, reçoivent des branches musculaires émanées d'artères très-diverses, et ces rameaux afférents sont échelonnés sur toute sa hauteur. Ils abordent transversalement le muscle, et, conservant cette direction, ils pénètrent entre ses faisceaux quaternaires, ternaires et secondaires. Ils se résolvent enfin en un réseau capillaire, dont les mailles, affectant une forme typique font reconnaître pour ce qu'elle est l'injection d'un muscle du premier coup.

Il importe d'abord de savoir comment on doit pratiquer ces injections elles-mêmes. Elles doivent être complètes, et faites avec certaines précautions,si l'on veut éviter toute chance d'erreur.

S'il s'agit d'une grenouille, il convient tout d'abord de l'immobiliser pendant l'opération afin que ses mouvements ne gênent pas l'expérimentateur dans l'application délicate de la canule (1). Cette dernière est introduite dans le bulbe aortique et fixée sur ce point par une ligature après que le système vasculaire sanguin de l'animal a été vidé par l'excision de la pointe du cœur. La masse faite selon les règles connues, à l'aide du carmin ou du bleu de Prusse incorporés à la gélatine, est ensuite poussée lentement

(1) Pour immobiliser une grenouille que l'on veut injecter, l'on peut employer deux méthodes : 1° On introduit une demi-heure ou une heure auparavant 4 à 5 gouttes d'une solution de curare à 1 0/00 dans l'un des sacs lymphatiques sous-cutanés. Cette méthode est la meilleure et nous en expliquons un peu plus loin les avantages. Une autre méthode, très-simple, consiste à plonger la grenouille dans de l'eau chauffée à 37. Elle est, au bout de 15 à 20 minutes, complétement anesthésiée et n'exécute plus aucun mouvement spontané ni réflexe. Mais, dans ces conditions, il importe de ne pas élever la température de l'eau au-dessus de 40°; en effet, l'animal entrerait alors en rigidité, et la pénétration régulière de la masse injectée serait impossible.

dans les vaisseaux. S'il s'agit d'un lapin, cette masse (300 à 350 centimètres cubes) est injectée de la même façon par la carotide, après que l'animal, préalablement curarisé, a été sacrifié par hémorrhagie. Je dois expliquer l'action adjuvante du curare. Vous n'ignorez pas, Messieurs, que chez l'animal curarisé et entretenu vivant à l'aide de la respiration artificielle, tous les muscles volontaires sont paralysés, mais les muscles vasculaires le sont également et le sang continue son cours dans un système de canaux présentant leur dilatation maxima par suite de l'inertie de leurs parois contractiles. Il en sera de même de l'injection dont la pénétration sera facile, puisqu'elle arrivera dans des artérioles préalablement dilatées.

Les muscles dont on veut examiner les vaisseaux, sont enlevés après que la masse d'injection s'est refroidie. Si cette dernière a été faite avec le carmin, les muscles sont placés dans l'alcool ; si, au contraire, elle a été faite avec une masse de bleu de Prusse, ils sont plongés dans une solution à 2 0/0 de bichromate d'ammoniaque. Au bout de 24 ou 48 heures, ils sont lavés dans l'eau distillée et séparés à l'aide des aiguilles, de la pince et des ciseaux, en leurs faisceaux secondaires. Ces derniers, colorés par l'hématoxyline si l'injection est rouge, par le picro-carminate d'ammoniaque, si elle est bleue, et montés dans la glycérine ou le baume de Canada, fournissent de bonnes préparations pour la vue longitudinale du réseau capillaire (1).

Je vous ai dit que la disposition du réseau capillaire des muscles est caractéristique. Les vaisseaux ne pénètrent jamais dans l'intérieur des faisceaux primitifs; ils sont tou-

(1) On peut aussi employer, pour cet usage, la résine Dammar en solution dans l'essence de térébenthine. Lorsque l'on fait une préparation d'injection de muscle, c'est aussi cette dernière essence qu'il faut employer pour éclaircir la pièce, à l'exclusion de celle de girofle qui est jaune et teint les muscles en cette couleur, au détriment de la transparence de l'objet.

jours extérieurs au sarcolemme. Ils occupent l'intervalle des fibres musculaires entre lesquelles s'insinuent leurs branches longitudinales, qui restent régulièrement parallèles à la direction des faisceaux primitifs. De distance en distance, ces branches longitudinales communiquent entre elles par des rameaux transversaux, qui croisent les fibres musculaires en formant des arcs de cercle contenus dans des plans perpendiculaires à l'axe longitudinal du muscle.

La figure générale du réseau est donc celle d'un treillis

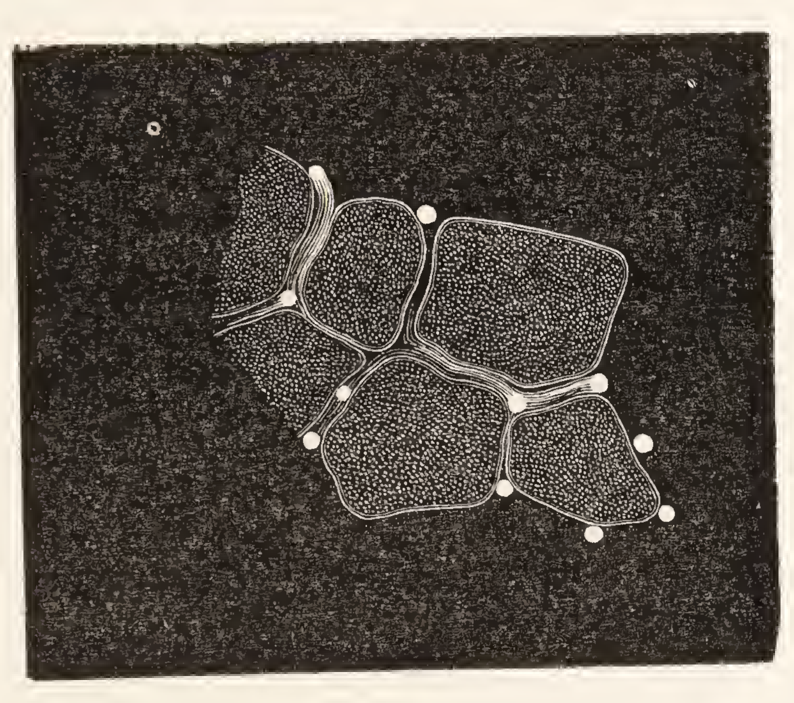


Fig. 53. — Coupe transversale d'un muscle pâle injecté. — Les faisceaux primitifs sont enveloppés par le sarcolemme. Dans leurs intervalles les vaisseaux se distribuent en formant des mailles. La section des capillaires longitudinaux est représentée par des cercles blancs d'où partent ou non les branches transversales.

à mailles rectangulaires, constitué par un système de vaisseaux longitudinaux parallèles et réunis entre eux, deux à deux, par des branches qui sont perpendiculaires à leur direction. Chacun des faisceaux primitifs est entouré par un système vasculaire présentant cette disposition, et qui l'enveloppe de ses mailles rectangulaires comme le ferait un filet. Lorsque le muscle est contracté ou rétracté, ses vaisseaux longitudinaux reviennent sur eux-mêmes en prenant une apparence serpentine; lorsqu'il est tendu, ils restent absolument rectilignes. Ces variations ne s'observent pas sur les branches transversales du réseau; ces

dernières, en effet, ne se trouvent point, sur un muscle rétracté, dans la nécessité de diminuer de longueur, elles sont tendues, restent droites ou légèrement curvilignes, et leur configuration ne change pas. Leurs rapports avec les faisceaux primitifs sont surtout bien montrés par les coupes transversales des muscles injectés (*Fig. 55*). On les voit sous forme de lignes droites ou d'arcs tendues entre les petits cercles colorés qui représentent la coupe des capillaires longitudinaux. Elles se moulent fréquemment sur les faisceaux primitifs qu'elles contournent en les embrassant, et en restant toujours en dehors d'eux, c'est-à-dire extérieures au sarcolemme qui les entoure. Mais les vaisseaux des muscles ne sont point, dans l'intérieur des faisceaux secondaires, séparés des fibres par une épaisseur appréciable de tissu connectif ; le plus souvent ils sont étroitement accolés à ces fibres mêmes.

Ces vaisseaux sont de petit diamètre, comme on peut s'en assurer en les fixant instantanément dans leur forme par l'action de l'acide osmique à 1 0/0. Dans ces conditions les capillaires intra-musculaires de la grenouille semblent s'appliquer étroitement sur les globules rouges contenus dans leur intérieur. Pour finir leur histoire générale, j'ajouterai que j'ai constaté que les vaisseaux des muscles, artériels et veineux, ne sont point là plus musculaires qu'ailleurs.

II. Tels sont les vaisseaux des muscles ordinaires ; ceux du couturier de la grenouille et de celui du lapin et du chien par exemple. Mais ceux des muscles rouges, tels que le demi-tendineux et le soléaire du lapin, présentent des particularités intéressantes sur lesquelles je dois insister maintenant.

1° Les capillaires des muscles rouges (*Fig. 54*) sont toujours extrêmement sinueux, même quand on a pris soin de fixer la masse musculaire dans sa forme après

l'avoir mise et maintenue dans un état d'extension convenable. Ce fait s'explique de lui-même par la grande élasticité du muscle. 2° Leurs mailles sont moins allongées que dans les muscles pâles, de telle sorte que si, chez ces derniers, elles représentent des rectangles allongés, dans

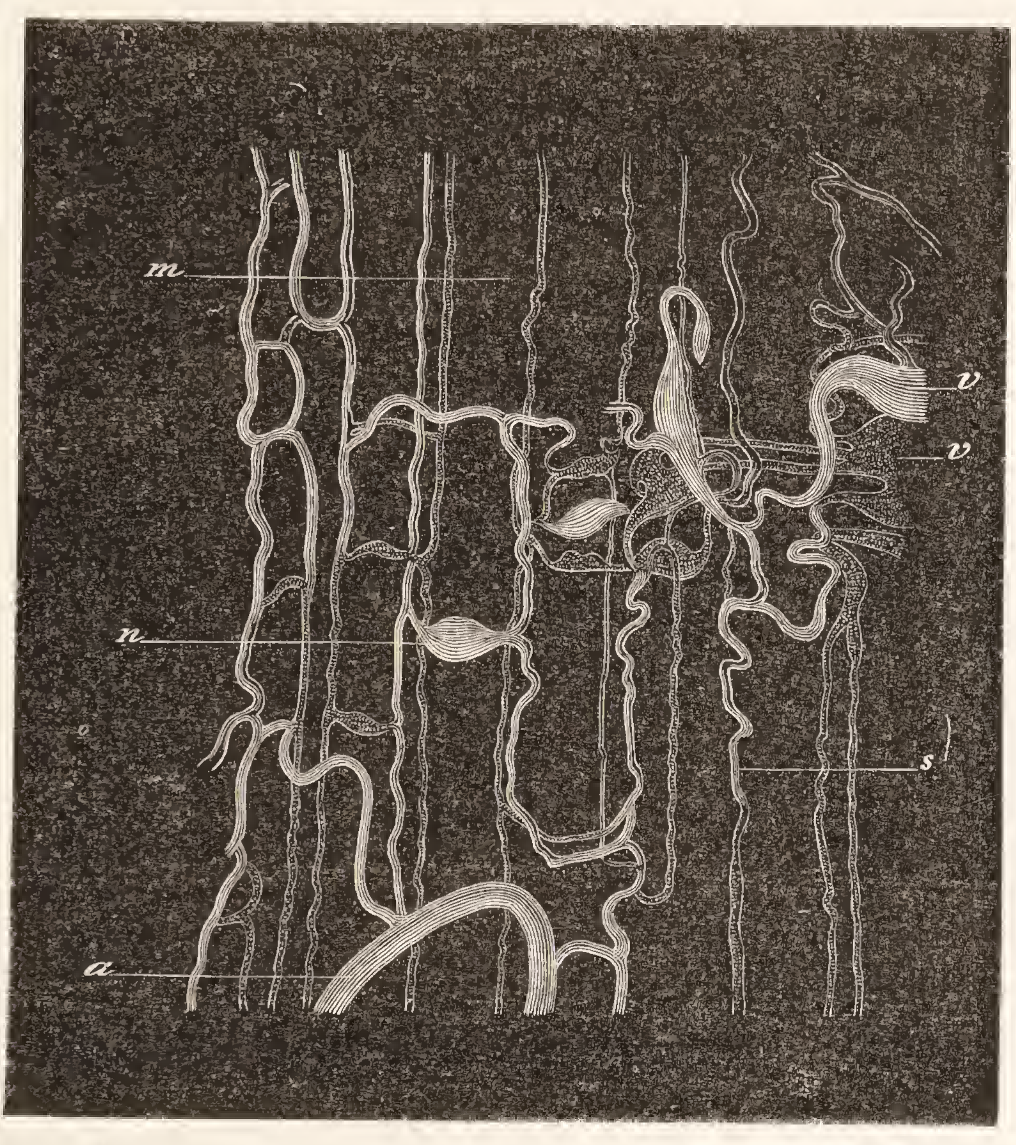


Fig. 51. — *Vaisseaux sanguins d'un muscle rouge.* — *a*, artères. — *v*, *v*, veines. — *m*, mailles formées par les capillaires et renfermant les faisceaux musculaires qui n'ont pas été dessinés. — *n*, dilatations variqueuses des branches transversales. — *s*, branche longitudinale des capillaires.

les muscles rouges elles affectent presque la forme de carrés. Ceci revient à dire que, les branches longitudinales étant supposées en même nombre dans un muscle pâle et dans un rouge, les branches transversales sont plus nombreuses dans ce dernier. La surface circulatoire est par ce fait même notablement augmentée. 3° Elle l'est encore davantage par suite du diamètre plus considérable des capillaires des

muscles rouges. Ici donc et tout d'abord, nous trouvons une disposition qui semble indiquer une circulation sanguine plus complète au sein de la masse musculaire.

Mais le dernier fait qu'on observe, et le plus remarquable sans contredit, c'est que, sur un grand nombre de branches transversales réunissant les capillaires longitudinaux, on constate l'existence de dilatations fusiformes. Les veinules qui partent du réseau possèdent des dilatations encore plus considérables, qui offrent, au premier coup d'œil, l'apparence de petits anévrysmes minuscules.

Pendant la vie, le sang gonfle ces dilatations comme le fait la masse colorée dans un muscle injecté. Le diamètre des capillaires, la multiplication des branches transversales, indiquent clairement que, pour un même volume de substance musculaire, il existe, dans le muscle rouge, un plus grand volume de sang. Comment expliquer ces différences, et cette circulation si richement assurée, dont les vaisseaux sont munis de diverticules dans lesquels s'accumule une réserve de liquide nutritif? Je pense, Messieurs, que la disposition des vaisseaux sanguins dans les muscles rouges est en rapport avec leur mode même de contraction. Je mets sous vos yeux un lapin curarisé chez lequel la circulation est entretenue par la respiration artificielle. Sa cavité abdominale est ouverte et son intestin mis à nu. Après quelques minutes d'exposition à l'air toute la surface de cet intestin est congestionnée et rouge. Je l'excite maintenant à l'aide d'un appareil d'induction. Un ventre de contraction se forme au point excité, et s'étend peu à peu sous l'aspect d'une plaque dure, blanche, au niveau de laquelle, à mesure qu'elle s'accroît, l'afflux régulier du sang cesse de se produire.

Il en est de même d'un muscle strié pris au moment où sa contraction s'opère. Il ne laisse plus passer de sang dans son intérieur, mais au moment où la décontraction se produit, c'est-à-dire lorsqu'il se relâche, les veines muscu-

laires correspondantes donnent lieu à un abondant écoulement de sang noir. Si l'on observe un muscle depuis longtemps maintenu en repos, au contraire, le sang coule librement et sort rouge comme il était à son entrée dans la masse musculaire (Cl. Bernard). Le sang est donc arrêté dans le muscle pendant sa contraction ; il s'y transforme en sang noir, c'est-à-dire qu'il abandonne son oxygène, car la contraction ne peut se produire s'il ne se fait dans le muscle une action chimique dont l'oxygène est l'un des éléments essentiels, et qui engendre précisément la force vive que la substance musculaire, en se contractant, transforme en travail moteur. Si donc le muscle contracté ne laisse plus passer de sang dans sa masse tandis que, d'autre part, il lui faut de l'oxygène pour faire les frais de sa contraction, c'est que, pendant la durée de cette dernière, il utilise l'oxygène du sang dont il était pénétré lorsqu'elle a débuté, et qui constitue pour lui une provision ou une réserve. On conçoit que, plus la contraction d'un muscle donné sera longue et soutenue, plus cette réserve devra être considérable. C'est, je crois, la raison pour laquelle les muscles rouges, qui se contractent lentement et avec persistance, présentent des capillaires à la fois nombreux, volumineux, et munis de dilatations ou diverticules qui forment autant de réservoirs pour le sang. Lorsque la contraction débute et que l'apport du sang est suspendu dans le muscle, ce dernier est, de la sorte, non-seulement pénétré du sang contenu, à ce moment, dans son riche lacis vasculaire, mais les réservoirs précités en contiennent d'accumulé, qui lui sert de réserve et qu'il dépense graduellement. On conçoit de la sorte que la contraction des muscles rouges soit à la fois lente et soutenue.

III. Nous arrivons maintenant à l'étude des lymphatiques du système musculaire à contractions brusques. Cette étude est aujourd'hui à peine esquissée. Dans sa première

édition française Kölliker dit, en effet, qu'il a toujours été impossible à Teichmann de les injecter; dans la seconde, il dit n'avoir vu dans les muscles que de rares vaisseaux blancs, satellites de vaisseaux sanguins intra-musculaires d'un certain calibre, et que, dans tous les cas, jamais les lymphatiques ne pénètrent dans l'épaisseur des faisceaux secondaires des muscles striés. L'auteur ajoute dans une édition plus récente que : « Dans les tendons, les fascias, » et les membranes synoviales, personne jusqu'ici n'a pu » voir de vaisseaux lymphatiques. » De son côté, M. Sappey n'a réussi qu'à en injecter quelques-uns dans le grand pectoral, le grand adducteur de la cuisse, et le grand et moyen fessier. Quant aux vaisseaux blancs des tendons et du reste du système fibreux, il ne les a pas injectés, les admet à peine, et prouve par des raisons « qu'il n'existe en réalité aucune analogie de propriété entre les deux systèmes » fibreux et lymphatique. Mais je laisse là ces citations, car j'ai hâte de vous parler, Messieurs, de recherches expérimentales très-sérieuses et qui sont la clef de la question qui nous occupe.

Les observations les plus anciennes, celles de Olaüs Rudbeck, de Nuck et de Mascagni, par exemple, avaient montré que, sur la convexité du centre phrénique, existaient des vaisseaux lymphatiques plus ou moins nombreux. Tout récemment les recherches de Recklinghausen ont montré des faits nouveaux que je dois vous exposer.

Chez un lapin récemment sacrifié, l'on ouvre largement la cavité thoracique; on enlève le cœur et les poumons, la face pleurale du centre phrénique est de la sorte mise à découvert, et l'on applique sur elle un disque de liége percé à son centre d'une ouverture circulaire. Par la cavité abdominale également ouverte, on fixe, en l'y piquant tout autour avec des épingles, le diaphragme à ce disque de liége de façon que le centre phrénique soit tendu et étalé en surface comme une toile à peindre sur son châssis. Le

muscle est alors incisé circulairement avec des ciseaux, enlevé et disposé sur la platine du microscope, avec le cadre de liége qui le soutient, et la face péritonéale tournée en haut. Sur cette face on dépose une mince couche de lait diluée par l'addition d'une légère quantité d'eau sucrée, et on l'observe ensuite à l'aide d'un grossissement d'environ 100 diamètres.

On voit alors directement s'opérer l'absorption des globules du lait par les vaisseaux lymphatiques du tendon central. Ces globules sont en effet entraînés par des courants dirigés vers certains points fixes,décrivent sur ces points de petits tourbillons et pénètrent dans les lymphatiques subjacents qu'ils injectent en leur donnant un aspect lacté. Ils disparaissent au centre du tourbillon deux par deux ou trois par trois, comme s'ils s'engageaient dans de petites ouvertures.

Ainsi, de nombreux canaux lymphatiques existent dans l'intervalle des tendons filiformes qui constituent, par leur entrecroisement, le centre phrénique ; l'on peut s'en convaincre en imprégnant ce dernier d'argent, avec les précautions nécessaires que je ne vous rappelle pas, et que vous trouverez mentionnées dans les traités de technique. L'imprégnation faite et la préparation montée dans la glycérine ou dans le baume du Canada, on reconnaît en effet qu'entre les fibres tendineuses radiées du centre diaphragmatique, existent de nombreux canaux lymphatiques en forme de fentes, communiquant d'une part avec la cavité péritonéale, et de l'autre avec les vaisseaux lymphatiques de la convexité, placés sous la plèvre. Ces canaux sont tapissés d'un endothélium festonné sur ses bords en forme de feuilles de chêne; les festons de deux cellules endothéliales voisines entrant les uns dans les autres et se joignant comme le font les pièces d'un jeu de patience. A côté de ces canaux,on en voit d'autres munis d'un endothélium régulier, polygonal, à côtés rectilignes. Ce sont des vaisseaux capillaires sanguins qu'il ne faut point, soit dit en passant,

prendre pour des lymphatiques comme l'avait fait d'abord Recklinghausen, après l'expérience que je viens de rapporter.

Mais le meilleur procédé pour étudier la distribution des lymphatiques du diaphragme a été sans contredit indiqué par Schweigger-Seidel et Ludwig. Un lapin est sacrifié par hémorrhagie, la cavité abdominale est ouverte. On comprend dans une ligature commune, et qui passe autour du rachis, la veine cave, l'aorte et l'œsophage.

L'animal est ensuite coupé en deux moitiés et en travers, au-dessous du diaphragme. Sa moitié thoracique est suspendue, la tête en bas, à un support muni d'un crochet, au moyen de trois ficelles passées dans les téguments, de manière que la concavité ou face péritonéale soit disposée en haut et dressée comme une coupe. On remplit cette dernière de bleu de Prusse, rendu soluble dans l'eau par l'hydratation prolongée, et l'on pratique sur la moitié de lapin ainsi disposée la respiration artificielle par les moyens ordinaires. Le diaphragme est soumis par suite à des mouvements alternatifs d'élévation et d'abaissement. Au bout de quelques minutes, on cesse cette manœuvre, on lave la concavité du diaphragme à l'eau distillée pour enlever le bleu en excès ; puis on y verse de l'alcool pour fixer les éléments anatomiques dans leur forme et rendre le bleu de Prusse insoluble. Tout le diaphragme devient rapidement rigide, on peut l'exciser, l'étendre sur une lame de verre et le monter dans la glycérine ou le baume de Canada, sans qu'il se plisse ou se rétracte.

On voit alors sur la face péritonéale du centre phrénique des fibres blanches rayonnées qui limitent des fentes colorées en bleu et remplies par l'injection. Sur la face pleurale, au contraire, se montre un véritable réseau lymphatique également injecté en bleu, et formé de vaisseaux, ramifiés en divers sens, et qui vont rejoindre des troncs de plus en plus considérables.

Ainsi les tendons de certains muscles, tels que le diaphragme, non-seulement possèdent des lymphatiques mais en sont comme pénétrés. Ce premier fait conduit à penser que d'autres expansions tendineuses en possèdent également.

Voici un chien que nous venons de sacrifier par la section du bulbe; la peau de l'une de ses cuisses est fendue longitudinalement, le membre est dépouillé de son tégument, la rotule et le tendon rotulien sont mis à nu. Je pique maintenant cette expansion tendineuse rotulienne à l'aide d'une seringue de Pravaz remplie de bleu soluble et je pousse l'injection. Il se forme d'abord une boule bleue. Mais bientôt des bords de cette boule part un réseau d'une richesse extrême, et formé de troncules noueux caractéristiques, qui s'étend tout autour d'elle jusqu'à une certaine distance. En répétant l'expérience sur plusieurs points (et en piquant au hasard), j'ai pu, comme vous le voyez, arriver à couvrir l'expansion rotulienne d'un réseau lymphatique injecté. Parvenus au voisinage du muscle, ces vaisseaux blancs suivent toujours la direction des fibres tendineuses, et gagnent les intervalles des faisceaux musculaires primitifs. L'on y voit pénétrer la matière à injection qui, poursuivant sa route, gagne à travers le muscle les réseaux profonds. Les fibres musculaires sont donc en rapport avec les vaisseaux lymphatiques et je déterminerai plus tard exactement ce rapport. Un fait qui doit d'ailleurs montrer qu'il existe entre les deux systèmes, musculaire et lymphatique, des connexions étroites, c'est que l'écoulement de la lymphe par les troncs principaux des membres est manifestement accéléré (*laboratoire de Ludwig*) par leurs mouvements.

Tel est actuellement l'état de nos connaissances sur les lymphatiques des muscles des animaux supérieurs et de leurs tendons. Mais comment est disposé le système lymphatique, par rapport aux muscles, chez les animaux qui,

comme les batraciens, ne possèdent point de tissu connectif diffus sous-cutané et un petit nombre seulement de lymphatiques canaliculés ? Avec la canule tranchante de la seringue de Pravaz remplie de bleu, je pique la masse d'un muscle gastrocnémien de la grenouille. Vous avez vu que l'injection diffuse partout, séparant les faisceaux primitifs, et je vous ait dit que ces derniers pouvaient être considérés comme plongés dans un vaste sac lymphatique cloisonné formé par le tissu connectif intra-musculaire. Si ce sac est lui-même l'équivalent morphologique d'une séreuse, il communique avec les autres cavités lymphatiques de l'animal, notamment avec le sac séreux sous-cutané qui enveloppe la jambe. Dans ce cas, une partie du bleu doit passer dans cette cavité. C'est ce qui arrive en effet, mais j'ignore comment se fait exactement ce passage. Les imprégnations d'argent ne montrent point, sur l'aponévrose, de stomates analogues à ceux qu'on observe sur la membrane qui sépare la grande citerne rétro-péritonéale de la cavité du péritoine. Il serait intéressant néanmoins de rechercher minutieusement leur existence. En tout cas, on les trouverait vraisemblablement sur la face antérieure du muscle gastrocnémien ou à son extrémité supérieure. Ce sont, en effet, là les deux points au niveau desquels s'effectue le passage du liquide injecté, de la cavité cloisonnée intra-musculaire dans le sac séreux sous-cutané.

Nous avons maintenant terminé, Messieurs, l'étude des muscles striés adultes, pâles et rouges. Nous commencerons, dans la prochaine leçon, celle de leur développement.

VINGTIÈME LEÇON.

SOMMAIRE. — Etude du développement des faisceaux musculaires striés. Théorie de Schwann, théorie de Remak. Discussion. — I Développement des fibres musculaires chez la grenouille. Choix de l'objet d'observation, de l'âge de la larve. — Muscles polygastriques de l'expansion caudale des têtards. — Etude des segments musculaires, zone latérale protoplasmique, zone latérale musculaire. Présence et rôle nutritif des granulations vitellines au sein des éléments anatomiques en voie de développement. La substance musculaire n'a pas son origine dans une transformation directe et sur place du protoplasma cellulaire. — Noyaux superficiels et noyaux profonds du faisceau primitif. — Union du muscle en voie de développement avec son tendon embryonnaire.— Rôle du protoplasma dans le développement. — II. Développement des faisceaux musculaires de l'homme et des mammifères. Historique. Démonstration du fait que le faisceau primitif est une cellule à noyaux multiples. — Constitution du faisceau embryonnaire. Cylindre protoplasmique central, noyaux, glycogène, manchon périphérique de substance striée. — Etude de faisceaux embryonnaires fendus suivant leur longueur, leur homologie avec leurs similaires chez la grenouille. — (*28 mars 1876.*)

Messieurs,

La question du développement des muscles striés est encore aujourd'hui très-discutée. Les histologistes sont, à cet égard, partagés en deux groupes distincts. Les uns, adoptant les vues de Schwann, pensent, en effet, qu'un faisceau musculaire primitif adulte est le résultat de la fusion d'un certain nombre de cellules, originairement séparées. Les autres, avec Remak et Kölliker, et je fais moi-même partie de ce groupe, considèrent ce faisceau primitif comme provenant d'une tout autre origine.

La théorie de Schwann veut expliquer ce fait, qu'une fibre musculaire adulte possède plusieurs noyaux, par l'interprétation suivante : une cellule est constituée par un noyau, un contenu, et une membrane d'enveloppe. A chaque noyau répondait primitivement une cellule. Plusieurs cellules de l'embryon, composées comme il vient d'être dit, se rangent en série les unes au bout des autres. Toutes leurs membranes se fusionnent latéralement pour former le sarcolemme, au niveau de leurs points de contact transversaux elles disparaissent, et le contenu des cellules placées en chapelet devient une masse continue qui fournira la substance contractile. Les noyaux sont rejetés sur le côté, sous le sarcolemme, par suite du développement de cette substance.

Cette théorie est ingénieuse et peut se formuler et se concevoir clairement ; mais elle ne satisfait pas, comme doit le faire toute théorie générale, à un certain nombre de faits particuliers observés d'une façon très-positive. Depuis les recherches de Moleschott et de Weissmann, on sait que les solutions fortes de potasse (à 40 pour 100 par exemple), isolent les unes des autres les cellules quand elles sont soudées entre elles. Le ciment qui les unit est régulièrement dissous par l'alcali.

Nous verrons plus tard que, par ce moyen, l'on peut résoudre les fibres musculaires ramifiées du myocarde en une série de cellules striées à leur périphérie, renfermant à leur centre un noyau, et qui sont soudées entre elles de façon à former des chaînes musculaires. Mais jamais la potasse à 40 0/0, nous l'avons vu, n'exerce une semblable action sur les faisceaux primitifs des muscles striés des deux ordres. Elle ne les résout point en parties répondant chacune à un noyau ; elle les isole, au contraire, dans toute leur étendue, comme elle le fait des fibres lisses qui répondent manifestement chacune à une seule cellule. Je conclurai directement de ce qui précède que, par rapport à la

potasse, le faisceau primitif entier se comporte comme une seule cellule ; or, nous connaissons parfaitement aujourd'hui l'existence de cellules à noyaux multiples, je crois donc que la signification monocellulaire du faisceau primitif peut être au moins considérée dès maintenant comme très-vraisemblable.

Nous devons actuellement aller plus loin et étudier directement le développement des faisceaux musculaires, d'abord chez la grenouille, (qui fournira le type de ce développement chez les batraciens), ensuite chez les vertébrés supérieurs et chez l'homme.

I. *Développement des faisceaux musculaires striés chez la grenouille rousse.* — Je prends ce batracien pour type parce qu'il est commun dans cette saison et que sa ponte est précoce. Au sixième jour après la ponte et la fécondation qui l'accompagne, chacun des œufs contient un petit têtard encore abranche, qui se meut et s'agite au sein de la masse gélatineuse et translucide dans laquelle il est renfermé. Il est donc pourvu déjà de muscles actifs, et ses mouvements ont pour but de hâter son dégagement, et de lui permettre de sortir de la masse glutineuse de l'œuf, désormais inutile à son développement. L'on pourrait à ce moment examiner les muscles puisqu'ils existent et qu'ils agissent. Il convient cependant d'attendre de quatre à six semaines environ, afin de faire cette étude avec fruit. Il importe, en effet, je crois, Messieurs, de formuler ici cette remarque générale, qu'il est assez peu fructueux de faire pas à pas, et au fur et à mesure de leur développement, l'étude embryologique des éléments anatomiques des tissus. On pourrait croire *a priori* que cette méthode *ascendante* donnerait de bons résultats ; ces résultats sont au contraire, la plupart du temps, nuls ou médiocres. La raison en est simple et vous la saisirez aisément. Chez le très-jeune embryon, les éléments qui seront, plus tard, spécialisés et dif-

férenciés dans des sens très-différents, en vue de l'exécution de fonctions diverses, n'ont encore subi que d'une façon rudimentaire cette spécialisation à laquelle ils sont destinés. Morphologiquement, ils se ressemblent tous à très-peu près. Vous concevez quelles difficultés sont apportées dans leur étude différentielle par l'effet même de ces ressemblances. L'étude d'un élément anatomique, déjà mais incomplétement développé, est infiniment plus fructueuse. La cellule spécialisée porte encore nettement les traces de son origine embryonnaire, et sa structure, encore incomplète, permet de suivre et d'étudier dans leurs modes les phénomènes ultérieurs de l'accroissement. C'est pour ces raisons, Messieurs, que je m'efforce de généraliser cette méthode embryologique, que, par contraste avec la précédente, on pourrait appeler *descendante*. Je vous ferai seulement remarquer que je n'entends l'appliquer qu'à l'étude du développement des *tissus* et non à celle des *organes* dont le mode de formation paraît tout autre que celui des tissus et qui, d'ailleurs, arrivés à une certaine période de leur développement, cessent d'avoir des caractères d'origine reconnaissables.

Les têtards de grenouille rousse, âgés de cinq ou six semaines, présentent ordinairement une expansion caudale longue de 25 à 30 millimètres. Le centre de cette expansion est occupé par la corde dorsale qui en constitue l'axe rectiligne. Tout autour de l'axe caudal, et insérés sur lui à angle plus ou moins ouvert, sont de petits faisceaux musculaires. Pour les isoler facilement, il convient de plonger pendant 24 ou 48 heures la larve entière dans l'alcool dilué au tiers. Elle y périt rapidement, ses éléments sont fixés dans leur forme, mais ne sont pas soudés entre eux par le réactif, de telle sorte qu'on les peut isoler ensuite facilement par la dissociation ménagée. Les muscles de l'expansion caudale sont facilement mis à nu après ce traitement, car l'épiderme de la queue du têtard se sépare des tissus subjacents et peut être chassé par le pinceau.

L'on reconnaît alors que les petits muscles de la queue sont formés de segments ou ventres très-courts réunis par

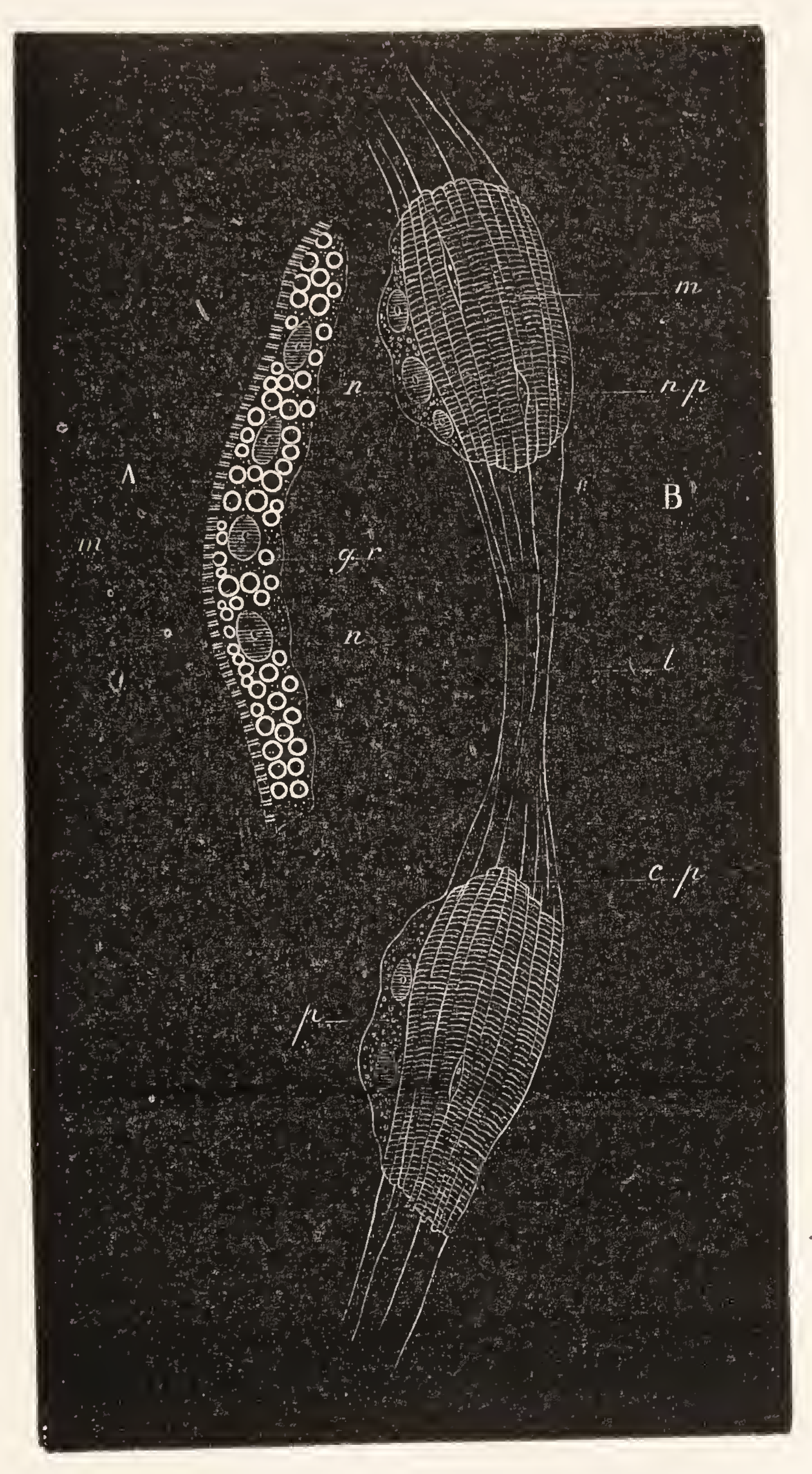


Fig. 55. — A. Faisceau musculaire de la queue d'un têtard de grenouille rousse (du 6e au 7e jour). — *n*, noyaux contenus dans la zone protoplasmique remplie de granulations vitellines *g v.* — *m*, Substance striée.

B. Muscle polygastrique de la queue d'un têtard de 25 jours. — *m*, Zone musculaire striée en travers et en long. — *c, p*, Cylindres primitifs contenant, englobés dans leurs intervalles, des noyaux profonds, *n p.* — *n*, Noyaux superficiels contenus dans la zone protoplasmique granuleuse. (Fig. demi-schématiques).

des tendons très-délicats, de telle sorte que chaque faisceau

primitif prend une apparence *polygastrique*. Etudions maintenant l'un des segments isolément. Il paraît formé d'un ruban de substance contractile régulièrement striée en long et travers. Sur l'un des côtés du segment musculaire, on voit une zone granuleuse de protoplasma, présentant le plus ordinairement des festons irréguliers sur son bord libre et semée d'un nombre variable de noyaux. Ces derniers n'ont point de situation fixe au sein de la masse protoplasmique; ils sont disposés irrégulièrement, comme au hasard. En résumé, chaque segment musculaire paraît comme une cellule à noyaux multiples dont une partie consiste uniquement en une masse de protoplasma semé de noyaux, tandis que l'autre partie est transformée en substance musculaire régulièrement striée, ou du moins occupée par cette substance. (*Fig. 55*).

Reprenons maintenant le petit têtard, non encore dégagé de l'enveloppe gélatineuse de l'œuf. Il est plongé dans l'alcool au tiers pendant 24 heures, puis lavé et légèrement traité par le pinceau afin d'enlever l'épiderme de son expansion caudale. Examinons dans l'eau, avant de la dissocier, cette expansion caudale dénudée : nous verrons la plupart des éléments cellulaires qui entrent dans sa composition présenter, disséminées dans leur masse proto-plasmique ou rassemblées autour de leur noyau des granulations brillantes, d'un aspect particulier luisant et gras, mais différant d'ailleurs à tous égards des granulations graisseuses, avec lesquelles on s'étonne de les voir confondues par M. le professeur Rouget; ce sont les *granulations vitellines*, dont l'importance, si considérable dans les phénomènes du développement, m'engage à vous faire ici la description sommaire.

Ces granulations vitellines dérivent des sphères de segmentation de l'œuf méroblaste dans lequel s'est développé l'embryon. Elles ne sont point régulièrement sphériques comme les granulations graisseuses, elles ont la

forme de polyèdres parallélipipédiques à angles arrondis par des troncatures curvilignes. Parfois, elles affectent des formes bizarres dans certaines espèces animales ; chez les raies, par exemple, elles ont l'aspect de tables très-allongées, rectangulaires, dont les quatre angles sont abattus. L'alcool n'exerce aucune action sur les granulations vitellines ; au lieu de les rendre plus brillantes, comme il le fait des granulations graisseuses, l'acide acétique les gonfle d'abord, puis les fait pâlir et disparaître. La potasse à 40 p. 100 les dissout. Mais c'est à l'égard des matières colorantes que les différences deviennent capitales : le carmin, qui ne colore pas la graisse, teint les granulations vitellines. L'action du picrocarminate permet de séparer nettement ces corps des noyaux qui prennent par l'action du réactif une coloration franchement rouge, tandis que les granulations vitellines se teignent en rouge brun. Dans tous les cas rien ne rapproche ces dernières des matières grasses, et, bien qu'il n'existe, à cet égard, point d'analyse chimique positive, l'action des réactifs précités nous permet d'être absolument affirmatifs.

Je vous ai dit que le rôle physiologique de ces granulations n'était pas sans importance. En effet, Messieurs, elles constituent pour les éléments anatomiques de l'embryon une véritable réserve nutritive. Abondantes dans toutes les cellules en voie de développement, elles disparaissent au fur et à mesure de l'accroissement, comme par une sorte d'usure. Elles s'amoindrissent en conservant toujours une figure semblable à elle-même. Elles gardent aussi jusqu'à leur complète disparition toutes leurs propriétés histochimiques distinctives. Lorsqu'arrivent sur un point les vaisseaux sanguins, elles disparaissent rapidement, elles subsistent longtemps au contraire, dans les mêmes éléments anatomiques, sur les points qui sont privés de vaisseaux, comme si leur rôle nutritif était préliminaire de celui du sang et suppléait pour ainsi dire à son absence. Ce rôle nutritif a été bien montré

d'ailleurs par l'expérience suivante, due à M. le professeur Vulpian. Sur un certain nombre de têtards de sept jours, au moment du dégagement de la larve, on retranche la tête à l'aide de ciseaux; les expansions membraneuses sont abandonnées dans l'eau pendant plusieurs jours après qu'on les a mesurées. Ces expansions séparées de toute connexion avec les systèmes sanguin et nerveux central continuent à vivre néanmoins ; elles s'accroissent même en ce sens que leurs éléments anatomiques continuent à se développer. Mais la croissance s'arrête court, et la queue de la larve cesse de vivre aussitôt qu'elle ne renferme plus de granulations vitellines, c'est-à-dire dès que la réserve nutritive qu'elle contient, et aux dépens de laquelle s'accroissaient ses éléments cellulaires, a cessé d'exister parce qu'elle a été comme dévorée par ces derniers.

Il résulte de ce qui précède que les éléments anatomiques peuvent vivre aux dépens des granulations vitellines englobées dans leur masse ou disposées dans leur voisinage sous forme de petites particules, offrant une grande surface pour un très-petit poids, et réalisant la condition la plus favorable à la facilité des échanges nutritifs, ainsi que je vous l'ai montré plus haut. Aussi tous les éléments cellulaires sont gorgés de ces granulations, les cellules connectives, les cellules épithéliales, celles de la corde dorsale et les globules rouges du sang eux-mêmes les contiennent en quantité. Dans les cellules musculaires en voie de développement, elles sont surtout nombreuses, elles remplissent pour ainsi dire l'élément tout entier et se touchent sur presque tous les points. De distance en distance, elles s'écartent pour faire place aux noyaux. Le segment musculaire paraît de la sorte sous forme d'une lame ou d'un ruban étroit, irrégulièrement rectangulaire, sur l'un des grands côtés duquel se forme la substance musculaire proprement dite.

Le point d'apparition de cette dernière est en effet constamment latéral (1). Il affecte la forme d'une bande mince et étroite, occupant toujours le côté de la cellule qui regarde la corde dorsale, c'est-à-dire l'axe de l'expansion caudale de la larve. Cette bande est dès le début régulièrement striée, et, fait intéressant, *elle ne renferme aucune granulation vitelline dans son intérieur*. Il ne serait donc pas exact de dire, en suivant à la lettre la théorie de Max Schultze, que le protoplasma s'est directement transformé en substance musculaire striée. S'il l'avait fait, et si la transformation avait eu lieu *in situ* la bande musculaire renfermerait des granulations vitellines, à moins qu'on ne voulût supposer que ces dernières jouissent, comme le protoplasma, de la faculté de se changer directement en substance contractile. La vérité est que cette dernière est le produit d'une élaboration particulière qui se fait *au sein* du protoplasma cellulaire bien plus qu'à ses dépens, je vous en donnerai bientôt surabondamment la preuve.

Si maintenant nous suivons l'accroissement de cette sorte de cellule que l'on pourrait justement nommer *musculoformative*, puisque la substance contractile striée s'élabore dans son sein, nous constatons que cet accroissement s'effectue avec une régularité parfaite. La matière musculaire augmente progressivement d'épaisseur en conservant les mêmes caractères. On dirait même que la striation longitudinale est due au dépôt de couches successives le long du ruban musculaire primitif, tant ces rubans juxtaposés sont réguliers et parallèles. Peu à peu, la couche protoplasmique latérale est envahie et diminue d'étendue. Vers le 12e ou le 14e jour après l'éclosion, les granulations vitellines disparaissent. Quelque temps après cette épo-

---

(1) Ce fait a été observé d'abord par Remak, puis confirmé par Kölliker et tous les histologistes qui se sont succédé depuis.

que se montrent des granulations graisseuses vraies, que l'acide osmique teint en brun foncé ou en noir. Au fur et à mesure que le protoplasma est envahi par la substance musculaire qui se forme, les noyaux qu'il contient semblent englobés par cette dernière et prennent une forme allongée, pressés qu'ils sont entre les bandelettes musculaires juxtaposées parallèlement les unes aux autres. On les voit dans leurs intervalles sous forme de fuseaux, tandis que les noyaux de la zone protoplasmique latérale, non encore envahie, ont conservé leur configuration régulièrement arrondie. Il est cependant difficile d'affirmer que les noyaux de la substance musculaire proviennent tous des noyaux de la bande protoplasmique latérale, et qu'il ne s'en est point formé quelques-uns directement au sein de la substance striée. Quant à l'origine première de ces noyaux protoplasmiques eux-mêmes, elle nous reste inconnue, puisque, dans l'œuf fécondé, la vésicule germinative (considérée comme l'équivalent morphologique du noyau dans l'ovule) se dissout d'abord, et que la segmentation du vitellus donne lieu à la production de sphères dépourvues de noyaux.

Je vous ai dit que les petits muscles de l'expansion membraneuse caudale des têtards offrent l'apparence polygastrique. Au premier abord leurs petits tendons délicats et filiformes semblent offrir un bon objet pour l'étude des rapports de la substance musculaire avec la cupule tendineuse qui lui fait suite. L'on ne peut, à dire vrai, constater ici qu'un seul fait instructif à cet égard ; c'est que jamais la zone protoplasmique latérale ne s'étend sur les extrémités de la cellule musculaire, et ne recouvre ses deux chefs. Le muscle et le tendon sont donc, sur ce point, unis entre eux par un ciment solide qui empêche le protoplasma de se répandre. Nous devons même faire cette remarque que c'est là la seule partie de la fibre musculaire en voie de développement où le protoplasma n'existe pas. Le rôle de

ce dernier est, en effet, considérable. Il s'insinue en minces couches entre les cylindres primitifs développés dans son intérieur et il les sépare les uns des autres; il contient les noyaux profonds et superficiels, de telle sorte que l'on peut dire que toutes les parties actives du muscle, noyaux et substance contractile, sont environnés par lui comme d'une atmosphère.

II. *Développement des faisceaux musculaires striés des mammifères.* — La première étude satisfaisante, sur ce point du développement, est due, comme tant d'autres, à Remak, dont Kölliker a peu à peu accepté les conclusions. Si l'on examine les masses musculaires du pied et de la jambe d'un embryon humain de deux mois, on constate, ainsi que l'a montré Kölliker, que ces masses sont formées par des rubans allongés, transparents, gélatineux, finement granulés et offrant en leur milieu un noyau unique. Si l'on remonte vers les muscles de la cuisse on voit que les noyaux deviennent de plus en plus nombreux dans la cellule musculaire ; on en compte 3, 4, et jusqu'à 10 ou 12. A mesure qu'elles se développent, les cellules musculaires qui, chez les vertébrés supérieurs et chez l'homme, sont chacune l'origine d'un faisceau primitif, prennent, ainsi que nous l'avions prévu, le *caractère de cellules à noyaux multiples*.

Il faut attendre le troisième mois pour pouvoir étudier, chez l'homme, la formation de la substance musculaire striée. Les faisceaux primitifs sont alors devenus cylindriques et possèdent une striation transversale très-régulière. Si on les dissocie convenablement dans du sérum fortement iodé, ils apparaissent sous forme de véritables tubes, constitués par un cylindre central de protoplasma granuleux semé de nombreux noyaux, et entourés d'une écorce mince de substance musculaire striée. Ils affectent en un mot la configuration que l'on voit exister, d'une façon per-

sistante, sur les muscles des pattes de certains articulés et notamment des Cicindèles (*Fig. 56*). Au bout de peu de temps, sous l'influence de l'iode, la substance protoplasmique centrale, d'abord colorée en jaune, prend une teinte brun d'acajou. Ceci revient à dire que les noyaux sont plongés dans une masse de substance glycogène, et que le cylindre protoplasmique central est le véritable siége de cette matière, décelée il y a longtemps dans les muscles des embryons par M. Cl. Bernard. Le glycogène joue ici, vraisemblablement, comme partout ailleurs un rôle nutritif. Nous pourrions même établir entre lui et les granulations vitellines des muscles des batraciens en voie de développement, une certaine analogie fonctionnelle.

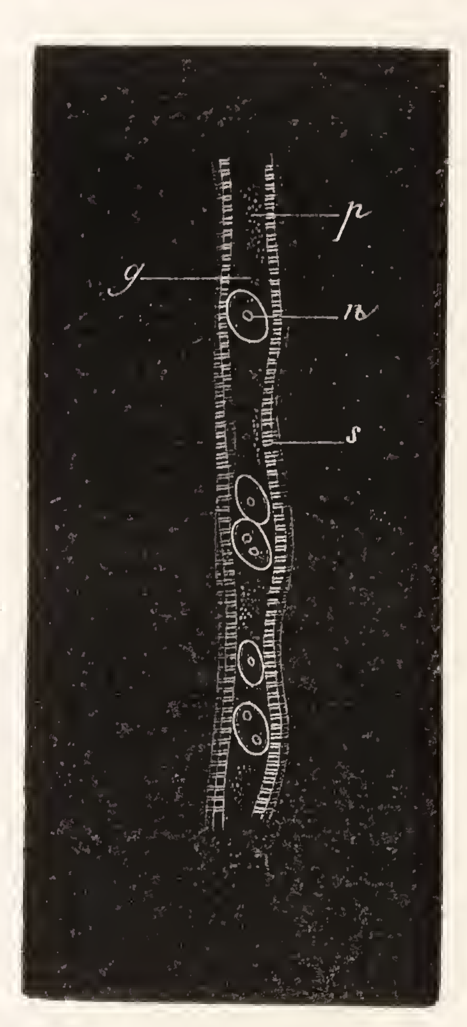


Fig. 56. — Faisceau primitif d'un embryon de mammifère (vers le 3e mois), examiné dans le sérum fortement iodé. — *n*, Noyaux entourés de substance glycogène, *g*. — *m*. Ecorce musculaire striée. — *p*, Cylindre protoplasmique central.

Les noyaux musculaires, contenus dans le protoplasma chargé de glycogène, sont elliptiques, à grand axe se confondant avec celui de la fibre légèrement renflée à leur niveau. Ce renflement se traduit à la périphérie et le faisceau est très-légèrement moniliforme. Souvent les noyaux sont juxtaposés les uns aux autres, par paires, d'autres présentent des signes non équivoques de division. Ces faits s'accordent avec les observations de Kölliker et montrent bien que, dans la cellule musculaire, initialement uni-nucléaire, les noyaux se multiplient au fur et à mesure du développement.

Quant à la substance musculaire elle est régulièrement

munie de ses deux striations, longitudinale et transversale, quelle que soit d'ailleurs la minceur de la couche qu'elle forme autour du faisceau primitif. Ceci revient à dire que, d'une manière générale, *la substance contractile est dès son début définitivement constituée.* Elle s'accroît en épaisseur par une série de formations nouvelles, mais une fois qu'elle est apparue sur un point, sa forme ne se modifie plus.



Fig. 57. — Faisceau primitif d'embryon humain de 3 mois, affectant la forme d'une gouttière à demi ouverte *g*, — *cp*, cylindres primitifs, — *n*, noyau, — *s, n*, point ou les 2 bords de la gouttière se rejoignent.

Il ne faudrait pas déduire immédiatement de ce qui précède que le développement des faisceaux primitifs des muscles de l'expansion membraneuse caudale des têtards et celui des muscles de l'homme et des mammifères, s'opèrent d'après un mode absolument différent. Nous avons vu que, chez la grenouille, la substance musculaire forme une bande latérale d'un côté, le protoplasma une bande latérale de l'autre, de façon que la cellule est départie, suivant son axe, en deux régions distinctes, l'une protoplasmique et l'autre musculaire. Chez les animaux supérieurs la répartition serait autre, le protoplasma formant un cylindre central, la substance musculaire un manchon périphérique.

Cependant, parmi les faisceaux musculaires dissociés soit dans le sérum iodé, soit après l'action du bichromate de potasse ou d'ammoniaque à 1 p. 1000, on en trouve toujours quelques-uns qui ont été fendus suivant leur longueur. Ils se sont alors déroulés et se présentent sous la forme d'un ruban strié en long et en travers, sur l'une

des faces de ce ruban se voient des traces de protoplasma et des noyaux qui, bientôt, se détachent et sont entraînés par le liquide additionnel. Ici donc, comme chez la grenouille, la cellule musculo-formative est départie en deux masses distinctes, l'une protoplasmique, l'autre musculaire et l'homologie peut être rétablie entre les deux. Si, partant de cette idée, l'on examine attentivement les faisceaux musculaires embryonnaires, on ne tarde pas à se convaincre que le cylindre granuleux central n'est pas exactement enveloppé par la couche striée périphérique. Celle-ci semble écartée par places, pour laisser arriver jusqu'à la surface de l'élément le protoplasma formateur (*Fig. 57*).

Ainsi il n'existe, à vrai dire, aucune différence fondamentale entre le développement des muscles chez la grenouille et chez les mammifères. Partant donc d'une conception générale unique, applicable chez tous les vertébrés aux premiers phénomènes du développement, nous allons pouvoir faire, dans la prochaine leçon, l'étude de l'accroissement, jusqu'à l'état adulte, des faisceaux primitifs striés dont nous venons d'élucider l'origine.

VINGT-UNIÈME LEÇON.

Sommaire. — I. Phénomènes d'accroissement des faisceaux musculaires striés. Migration des noyaux vers la périphérie. — Origine de la substance contractile. Discussion. La substance contractile n'est point le résultat de la transformation directe du protoplasma. La fibrille et le cylindre primitif n'ont point d'équivalent cellulaire. Le développement de la fibre musculaire et de la fibre connective ne sont nullement comparables. — II. Mode intime de nutrition de la fibre musculaire. — Disposition du protoplasma ; il forme une masse diffuse répandue entre les cylindres contractiles. — La substance musculaire est englobée par le protoplasma et renfermée dans son intérieur; le faisceau primitif baigne dans la lymphe ; le sang n'aborde l'élément contractile qu'en traversant trois milieux : 1° l'espace connectif (ou lymphatique) ; 2° le sarcolemme ; 3° le protoplasma. — Le muscle se nourrit quand il agit. — III. Lésions élémentaires de la fibre musculaire. Elles sont de trois ordres : nutritives, formatives et mixtes. — Dégénération graisseuse, pigmentaire, vitreuse; fin de l'étude des muscles striés ordinaires (rouges et pâles).— (*30 mars 1876*).

Messieurs,

Nous venons de voir que, dans tous les cas, et aussi bien chez la grenouille que chez les vertébrés supérieurs, le faisceau musculaire a d'abord la forme d'une gouttière plus ou moins repliée sur elle-même, et qui, lorsqu'on l'étale, se développe comme le ferait un ruban quadrangulaire dont l'on disjoindrait les bords affrontés. L'une des faces de cette lame, ou ruban musculaire, est occupée par une couche de protoplasma semée de noyaux ; l'autre face est le siége du développement de la substance musculaire proprement dite. Comment concevoir maintenant le mode de transformation d'un pareil système en un faisceau pri-

mitif cylindrique, tel que l'est, dans l'état adulte, la fibre musculaire de la grenouille, par exemple?

En suivant les progrès du développement l'on remarque

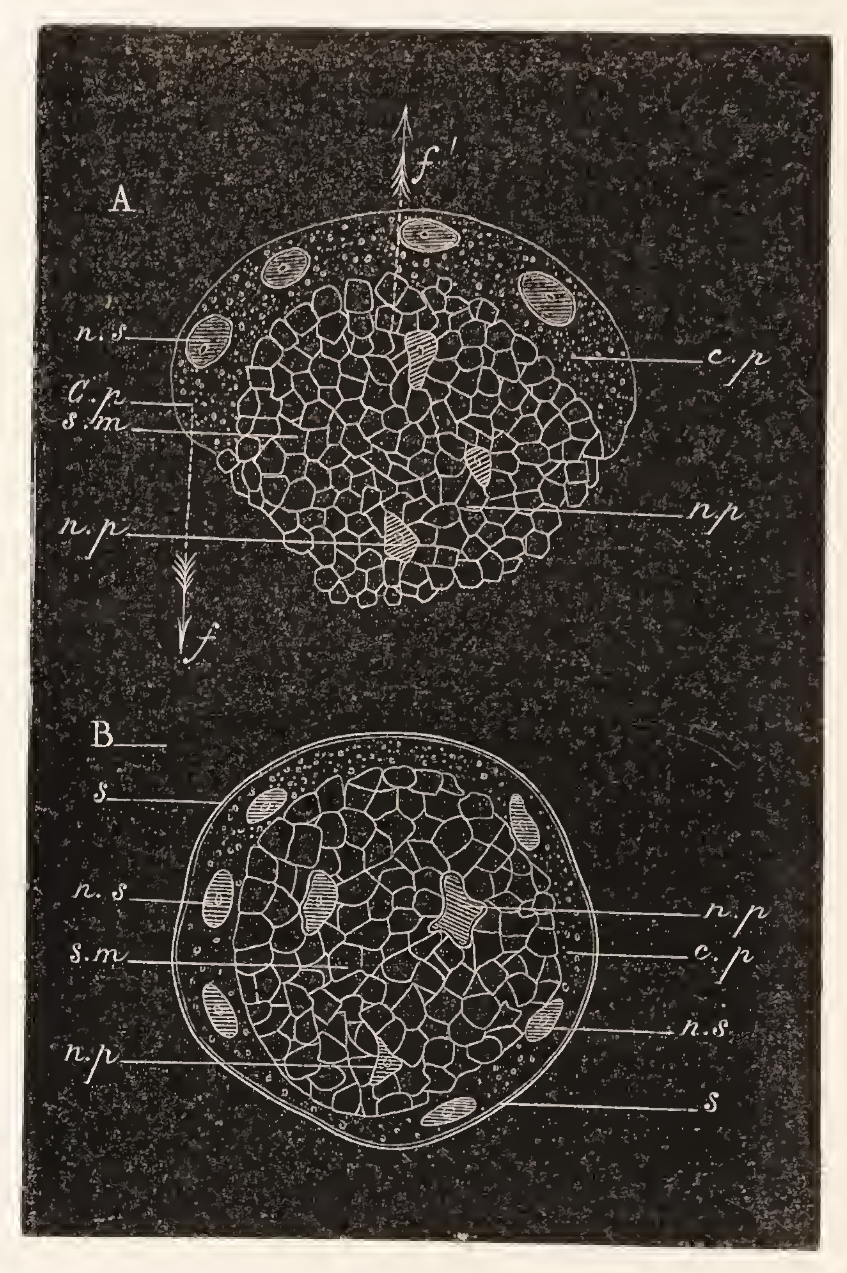


Fig. 58. — Schéma du développement d'une fibre striée de grenouille (coupe transversale idéale).

A. La zone protoplasmique *c p* se courbe en croissant en glissant le long de la substance musculaire dans le sens de la flèche *f*. La substance musculaire s'accroît en sens inverse (*f'*) mordant sur le protoplasma et englobant certains de ses noyaux *n p* qui deviennent profonds et prennent l'empreinte des cylindres primitifs qui les entourent. — *n s*, Noyaux superficiels.

B. La même fibre plus développée, munie d'un sarcolemme (*s*) et entourée de toutes parts de la zone protoplasmique dont les cornes se sont rejointes (mêmes indications.)

que, peu à peu, de plane qu'elle était, la fibre musculaire devient cylindrique. Voici, d'une manière générale, quel est le schème de cette transformation. Le développement de la

substance contractile se fait toujours en gagnant sur la zone protoplasmique, et dans un sens tel, par exemple, que celui indiqué sur la *fig. 58* A, par la flèche f'. En mordant sur cette zone, la substance musculaire englobe un certain nombre de ses noyaux qui deviennent profonds. Le reste du protoplasma recouvre toujours la zone musculaire, et cette dernière, s'accroissant dans une direction perpendiculaire à son plan d'étalement primitif d'une part, et de l'autre dans le sens latéral, prend bientôt la forme d'un cylindre dont la coupe est irrégulièrement circulaire (*Fig. 58* A. *s*, *m.*) Il en résulte que la couche protoplasmique s'incurve comme une tuile courbe qui serait appliquée sur le cylindre précité ; en même temps on conçoit naturellement qu'elle paraisse éprouver un mouvement de glissement dans le sens de la flèche f et que, sur une coupe transversale, sa section prenne l'apparence d'un croissant granuleux semé de noyaux. En effet, le cylindre contractile qui s'accroît, l'étale en la refoulant. Au bout d'un certain temps les deux extrémités du croissant protoplasmique se rejoignent ; le cylindre contractile est dès lors entouré d'un anneau complet de protoplasma. Ensuite apparaît le sarcolemme, dont l'origine est assez controversée, mais qu'il me paraît naturel, d'après ce que nous savons de la structure, de considérer comme une production de l'ordre des cuticules, développée non aux dépens, mais probablement sous l'influence de la matière protoplasmique. Celle-ci disparaît peu à peu, parce que le cylindre musculaire qu'elle entoure continue à s'accroître et à prendre la place qu'elle occupe au-dessous du sarcolemme ; quand elle est complétement remplacée par la substance contractile, le faisceau musculaire primitif peut être considéré comme normalement développé.

Ici se présente une difficulté qu'il faut résoudre. Nous comprenons facilement l'évolution de la fibre musculaire de la grenouille, et les modifications qu'elle subit pour

passer à l'état parfait. Nous concevons moins bien les phénomènes d'accroissement des faisceaux primitifs des mammifères. Nous avons vu qu'à l'état adulte les noyaux des faisceaux musculaires de ces animaux sont placés au-dessous du sarcolemme, par conséquent à la périphérie du faisceau. Comme pendant la période embryonnaire ces noyaux occupent le centre, il faut qu'à une certaine phase du développement ils aient quitté leur situation primitive pour gagner la périphérie. Ce transport est assez difficile à expliquer; je crois cependant, Messieurs, qu'il s'effectue très-probablement de la façon suivante. De nouvelles couches musculaires, s'ajoutant successivement au dedans des premières sous l'influence de l'activité du protoplasma, (c'est-à-dire l'accroissement étant concentrique, et les cylindres primitifs mordant sans cesse sur le boyau protoplasmique axial), les noyaux que contient ce dernier sont nécessairement comprimés. Peut-être alors sont-ils mécaniquement refoulés dans ces fentes, dont je vous ai parlé dans la dernière leçon, et qui, traversant suivant un plan la substance contractile, font communiquer le protoplasma central avec la périphérie. Les noyaux cheminent dans ces fentes au fur et à mesure du développement; quand ce dernier est parfait, tout l'espace est occupé par la substance contractile, et tous les noyaux, pour ainsi dire exprimés de sa masse, ont été se loger sous le sarcolemme qui les arrête et auquel ils se sont accolés ne pouvant aller plus loin. Cette hypothèse concorde bien avec le fait que je vous ai fait connaître, à savoir : que le développement d'un faisceau musculaire strié peut être considéré comme d'autant plus complet, et cet élément anatomique d'autant mieux spécialisé pour sa fonction, qu'il possède moins de noyaux englobés dans sa masse contractile. Dans cet ordre d'idées les muscles rouges seraient formés d'une substance striée qui n'aurait pas complétement expulsé les noyaux, puisqu'on en observe d'intérieurs à cette dernière. Ainsi les

considérations tirées de l'étude embryologique des muscles viennent à l'appui de celles d'un tout autre ordre qui m'avait amené à formuler la règle que je viens de vous rappeler. C'est donc là une présomption de plus acquise en sa faveur.

Je dois maintenant revenir avec détails sur un point de développement que j'ai négligé à dessein dans la dernière leçon, afin de vous exposer clairement, et sans trop longues parenthèses consacrées à des questions de détail, le mode général de développement des fibres musculaires. Je veux parler de l'origine exacte et de l'équivalent morphologique de la *substance musculaire striée*. Aucun point dans la science n'a peut-être été plus discuté que cette origine, aussi l'historique en est-il fastidieux et je ne le ferai pas. Vous pourrez, du reste, le trouver avec ses moindres détails dans le travail récent de M. Frédéricq (de Gand), sur la génération et la structure du tissu musculaire. D'une manière générale, les auteurs qui ont traité cette question peuvent être divisés en deux groupes d'opinion contraire. Les uns avec Margo, Moritz, Calberla et Kunckel d'Herculais, soutiennent que chaque fibrille musculaire prend son origine dans une cellule distincte qui se transforme en elle-même et qu'elle représente. La majorité des histologistes est d'un avis opposé, et soutient que la fibrille n'est ni le résultat de la transformation d'un élément cellulaire, ni son équivalent morphologique.

Nous allons discuter la première opinion. Voici, Messieurs, comment Calberla, dont le travail est, je crois, le plus récent, comprend la formation des fibrilles. Il en étudie le développement, sur les larves de divers batraciens, à l'aide de la dissociation dans le liquide de Czerny, composé de salive humaine mélangée au quart avec du liquide de Müller dilué. D'après lui, les masses embryonnaires destinées à fournir les muscles se divisent en traînées de substance granuleuse. Bientôt, sur l'un des bords de chacune d'elles paraît un

noyau. Les granulations protoplasmiques de la traînée se rangent ensuite en série sur le bord opposé ; l'arrangement de ces granulations prend rapidement une grande régularité, puis enfin revêt l'aspect parfait de la striation musculaire transversale. De nouvelles bandes longitudinales de substance contractile s'organisent, à côté de la première, jusqu'à épuisement du protoplasma, de telle sorte que chacune des traînées primitives, répondant à une cellule, donnerait naissance, d'après la description même de Calberla, non à une fibrille élémentaire, mais à un groupe de ces dernières, c'est-à-dire à un cylindre primitif.

Les observations de M. Kunckel d'Herculais, faites sur les larves de diptères, l'ont conduit à un résultat analogue. Chacune des fibrilles striées viendrait d'une cellule dont le noyau disparaîtrait ensuite complétement par atrophie. Je n'ai point vérifié les assertions de M. Kunckel chez les diptères, je ne puis donc en récuser absolument l'exactitude, mais chez les autres animaux, j'ai vu le développement de la substance musculaire striée s'effectuer par un mécanisme si différent, que la contradiction complète, entre le développement des muscles des batraciens et des diptères (muscles dont la substance contractile présente d'ailleurs une apparence identique), m'étonnerait au plus haut degré.

Et tout d'abord, Messieurs, il me paraît bien difficile de suivre pas à pas le développement d'une fibrille élémentaire. Calberla a cru le faire et n'avait sous les yeux que des cylindres primitifs. Chez les insectes, et notamment dans les muscles moteurs des ailes ; nous avons vu que ce que l'on considère comme une fibrille est vraisemblablement un cylindre primitif. Les filaments musculaires séparés par des traînées granuleuses fournissent, en effet, par division, des filaments plus petits, striés comme eux, et que l'on peut avec raison considérer comme se rapprochant davantage de la fibrille élémentaire que les faisceaux dont ils émanent. Ces faisceaux eux-mêmes ne renferment

point trace de noyau; pour soutenir la théorie, M. Kunckel est forcé de supposer *à priori* que ce noyau a disparu par atrophie complète et totale. Quant à M. Calberla, dont j'ai pu vérifier les assertions sur les batraciens en voie de développement, je considère que son opinion n'est nullement fondée. Il suffit de dire qu'il admet que les granulations vitellines se transforment *in situ* en substance protoplasmique, et qu'il prétend avoir vu les grains du protoplasma se ranger en série afin d'engendrer la striation musculaire, pour conclure que les idées *à priori* jouent un grand rôle dans son travail. Ce qui montre bien, au contraire, que, si la substance musculaire naît au sein du protoplasma, elle est plutôt élaborée par lui que le produit direct de sa transformation, c'est que jamais elle ne renferme de granulations vitellines. Toutes les parties qui proviennent de la masse de segmentation de l'œuf (et jusqu'aux globules sanguins) en sont, au contraire, pénétrées. Les substances de formation secondaire n'en contiennent pas. Or, la substance contractile striée se comporte absolument comme ces dernières.

L'opinion de M. Frédéricq (de Gand), doit enfin être rappelée ici. Je dois dire tout d'abord qu'il n'admet nullement l'origine cellulaire des fibrilles élémentaires des muscles. Il dit explicitement en effet que : « Les fibrilles » musculaires ne doivent pas plus être rangées dans la » classe des éléments cellulaires que les fibrilles con- » jonctives. » Mais hors de là, il admet que le développement des muscles d'une part, et de l'autre celui des éléments du tissu connectif nés comme eux du feuillet moyen du blastoderme, sont exactement similaires. Pour lui, le faisceau primitif est d'une nature complexe et se compose de deux catégories d'éléments bien distincts. Les uns, les noyaux et le protoplasma qui les entoure, ont directement pour origine une multiplication de cellules embryonnaires; ils offrent tous les caractères de corps

cellulaires et doivent être considérés comme tels au même titre que les cellules fixes du tissu connectif. « La matière » contractile au contraire, dont la nature fibrillaire est dé- » montrée par le développement, a une toute autre ori- » gine. Elle ne provient pas d'une métamorphose directe » des cellules embryonnaires ; mais elle a été formée à la » surface et en dehors de celles-ci. » On ne saurait être plus explicite, mais il convient de se demander si la conception est rigoureusement exacte.

Je vous ferai remarquer, Messieurs, qu'elle le serait absolument si l'on pouvait adopter, comme le fait l'auteur, les idées de Franz Boll sur le développement du tissu cellulaire lâche. Voici, en effet, comment cet histologiste comprend la formation du tissu connectif. Ce tissu est d'abord composé, comme tous les autres, par des cellules embryonnaires indifférentes. Bientôt, certaines de ces cellules, destinées à devenir des cellules fixes du tissu connectif, prennent une apparence fusiforme ou allongée, puis leurs deux pôles revêtent un aspect pénicillé, se décomposant en une multitude de filaments très-grêles qui s'étendent au loin. Ces filaments représenteraient une portion du protoplasma qui s'est spécialisée, ou une substance qui serait née du protoplasma pour former les rudiments des fibrilles connectives. L'origine des faisceaux connectifs devrait donc être cherchée dans une élaboration particulière émanant directement des cellules fixes. Primitivement, ces fibrilles seraient partie intégrante d'un corps cellulaire. Il y aurait quelque analogie entre ce mode de développement et celui de la substance musculaire striée, qui s'opère aussi lui dans la masse d'un élément cellulaire, par une sorte d'élection ou de sécrétion intérieure. Mais je vais vous montrer combien cette analogie est forcée ou même peu exacte au fond.

Je prends un embryon de bœuf de 25 à 35 centimètres de long, et, à l'aide d'une seringue de Pravaz contenant

du sérum fortement iodé, je pratique dans son tissu cellulaire sous-cutané une injection interstitielle. Ce tissu connectif est en voie de développement; il offre une apparence gélatineuse, c'est du tissu muqueux analogue à celui de la gélatine de Wharthon. Il se fait une boule d'un jaune brunâtre dont un mince fragment est retranché à l'aide de ciseaux courbes sur le plat, porté sur la lame de verre et recouvert d'une lamelle. Contrairement à l'assertion de Flemming, vous pouvez constater, Messieurs, que cette méthode ne rompt ni ne fragmente les éléments cellulaires délicats qui entrent dans la composition du tissu. Les cellules fixes du tissu connectif sont déjà formées, elles se montrent sous forme de lames protoplasmiques grenues, renfermant un noyau, et présentant, à leur périphérie, de nombreux prolongements délicats qui s'anastomosent avec leurs similaires venus de cellules semblables plus ou moins voisines. Il résulte de cette disposition un réseau cellulaire composé d'expansions protoplasmiques pleines et offrant de grandes variétés de formes. Ce réseau très-nettement coloré en brun par l'iode, peut être suivi dans toutes ses ramifications. Or, à ce moment les faisceaux connectifs commencent à paraître, et sont dès le début totalement indépendants du système précité. Jamais une fibre conjonctive, que l'on reconnaît toujours parce qu'elle n'est que peu ou point teintée par l'iode, ne fait suite à un prolongement protoplasmique grêle. Les expansions du protoplasma, semées de vacuoles et colorées en jaune brun, s'étendent dans des directions variées. Entremêlées de diverses façons avec ces filaments d'origine cellulaire, les fibres connectives les croisent, conservant dans tout le champ de la préparation leur direction propre, et ne se confondent jamais avec eux ; l'indépendance entre le système de cellules et le système de fibres est parfaite ; les cellules restant toujours extérieures aux fibres, et sans aucun rapport avec la direction de ces dernières. Que con-

clure de ces faits ? Evidemment que les faisceaux connectifs se développent en dehors des cellules, n'ont aucun lien d'origine avec elles, et conséquemment, ne peuvent, en aucun cas, être considérés comme des éléments anatomiques homologues de ces dernières.

Si l'on suit les progrès de l'accroissement, l'on voit, en outre, que plus l'embryon se rapproche de l'état adulte, plus ses faisceaux connectifs augmentent de nombre et de volume. Celà en dehors de toute modification fondamentale du réseau cellulaire primitif qui ne subit pour ainsi dire que des remaniements secondaires, résultant de l'interposition des faisceaux connectifs dans l'intervalle de ses éléments constitutifs.

Voici pour le développement du tissu connectif lâche. Les tissus connectifs modelés se comportent d'une façon analogue. Examinons à la lumière polarisée la coupe du tendon d'Achille d'un jeune lapin au niveau de son union avec le cartilage calcanéen. La substance cartilagineuse paraîtra obscure quand les nicols auront été croisés et l'axe de l'insertion placé rectangulairement avec l'un des plans de polarisation. Cette substance est en effet monoréfringente. Les faisceaux connectifs tendineux, bi-réfringents, entreront dans cette masse sous forme de lignes brillantes, s'effilant, et s'y per-

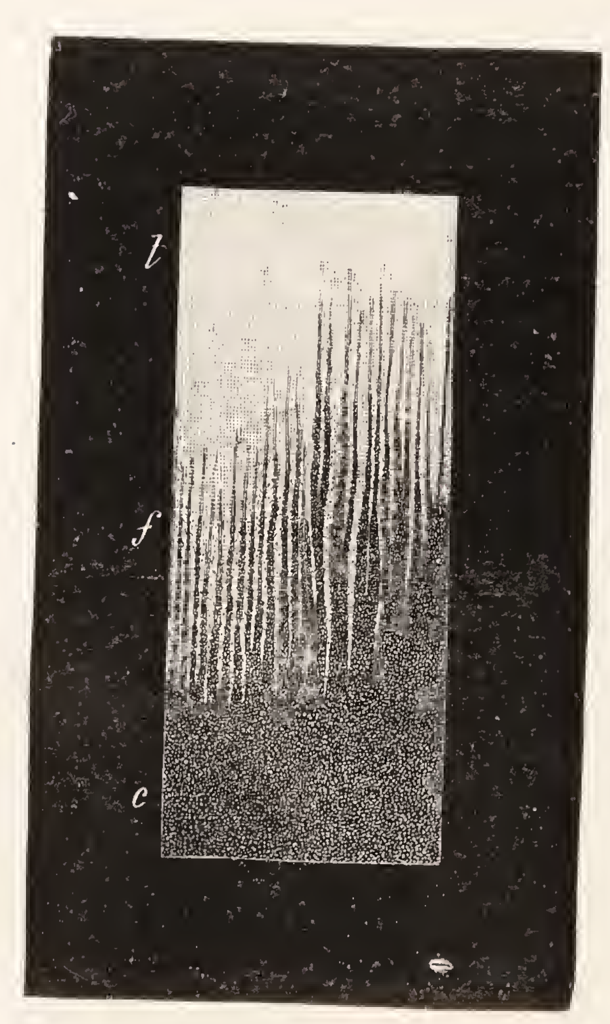


Fig. 59. — Coupe du calcanéum d'un jeune lapin au niveau du point où le tendon s'insère au cartilage. — *t*, tendon. *c*, Cartilage. *f*, Zone d'union des deux.

dant par degrés. Or, Messieurs, nous voyons ces faisceaux connectifs, brillants, sortant de la masse cartilagineuse obscure, n'affecter, à leur naissance, aucun rapport avec les éléments cellulaires de la région, bien reconnaissables puisqu'il s'agit ici de cellules cartilagineuses (*Fig. 59*). Pour nous résumer donc, nous dirons que le développement des faisceaux connectifs s'opère toujours extérieurement aux cellules fixes, que ces faisceaux n'ont aucune relation avec ces dernières quant à leur étendue et à leur direction, que l'on ne trouve jamais à leur intérieur ni d'éléments cellulaires, ni de noyaux, ni même de vestiges de noyaux. Ces faisceaux ne sont donc pas le résultat de la transformation de corps cellulaires, et en un mot ils ne sont point les équivalents morphologiques des cellules.

Le développement du tissu musculaire strié est tout autre. Nous voyons la substance contractile naître au sein du protoplasma, non pas en vertu d'une transformation directe de ce dernier, mais dans un milieu intérieur formé par lui et conséquemment sous son influence. Inversement si les cellules fixes du tissu connectif exercent une action directrice quelconque sur le développement des substances fondamentales qu'elles avoisinent, cette action ne peut être effectuée qu'à distance et d'une manière tout indirecte.

II. — Nous allons maintenant passer, Messieurs, à l'étude d'une question très-différente de celle qui précède. Je veux parler du mode intime de nutrition du faisceau musculaire strié et des conditions morphologiques qui permettent à cette nutrition de s'accomplir.

Nous avons vu que, chez les mammifères, la fibre musculaire possède des noyaux, soit refoulés sous le sarcolemme lorsqu'elle a acquis son summum de développement, soit englobés encore dans sa masse contractile lorsqu'elle est moins complétement développée. Ces noyaux ne sont entourés, je l'ai dit, d'aucune masse de protoplasma spé-

ciale à chacun d'eux. Cherchons ce qui, dans le faisceau musculaire strié, représente, à l'état adulte, la substance protoplasmique.

Lorsque l'on irrite une séreuse, son endothélium plat, mince et transparent comme du verre redevient granuleux, se gonfle, et retourne à l'état de masse de protoplasma active, renfermant un corps nucléaire. Si l'irritation cesse, les cellules endothéliales se reproduisent aux dépens des cellules modifiées par l'inflammation. Le protoplasma subit une sorte de dessication ; ses granulations disparaissent, il redevient homogène et translucide. Ce processus est entièrement comparable, mais en sens inverse, à ce qui se passe dans le développement des faisceaux primitifs des muscles. Au début, les cylindres primitifs de substance musculaire sont plongés dans une masse de protoplasma granuleux, actif et abondant. A mesure qu'ils se multiplient, ils prennent la place du protoplasma et leurs intervalles s'amoindrissent; bientôt, il n'existe plus entre eux qu'une mince couche protoplasmique qu'ils compriment de plus en plus, sur laquelle ils marquent en creux leurs empreintes, et qui les englobe comme une colle, dans laquelle on les aurait immergés. Prenons le muscle de l'aile de l'hydrophile, nous verrons, à l'état granuleux, la matière protoplasmique interfibrillaire. Supposons cette matière amincie en lames, pressée et desséchée à la façon de celle des cellules endothéliales des séreuses, nous aurons la disposition du protoplasma dans un faisceau musculaire strié. L'on s'explique dorénavant l'absence d'une masse circonscrite de protoplasma autour des noyaux. Ces derniers, comme les cylindres primitifs, sont renfermés dans une masse protoplasmique diffuse, desséchée, qui s'étend partout dans la substance contractile, la cloisonnant de mille manières, allant en tous sens d'un pôle à l'autre de la fibre, et reliant entre elles les parties qui la composent.

Ainsi, le faisceau primitif consiste en un faisceau de cy-

lindres primitifs, eux-mêmes composés de fibrilles. Tous ces cylindres, parallèles entre eux, sont englobés dans une vaste cellule à noyaux multiples, dont le protoplasma, diffusant dans leurs intervalles, les entoure de toutes parts comme d'une atmosphère.

On comprend mieux, sur ces données, les images des coupes transversales des muscles, et l'on s'explique facilement la signification des *champs de Cohnheim*. Chaque champ polygonal est l'aire de section d'un cylindre primitif (colonnette musculaire de Kölliker). Entre les champs contigus existe une substance claire, beaucoup moins réfringente que la substance musculaire, et qui se comporte, à l'égard de cette dernière, comme le ciment qui unit et sépare les blocs de pierre imparfaitement tangents entre eux d'un pavé. Les lignes de ciment forment elles-mêmes un système, affectant la configuration d'un réseau dont les ramifications s'étendent, dans tous les sens, d'un travers à l'autre de la fibre. La substance contractile est donc tout entière contenue dans cette masse cimentante. Cette dernière n'est autre que le protoplasma, primitivement granuleux maintenant desséché.

Mais ce protoplasma n'a point perdu ses propriétés fondamentales. Il joue un rôle considérable dans la nutrition. Il conduit les liquides et leur permet d'aborder les parties contractiles. On voit en effet s'élargir, en se gonflant, les lignes protoplasmiques qui séparent les champs de Cohnheim, quand on prolonge, sur une coupe transversale de muscle, l'action des liquides analogues à l'eau. Elles offrent aux substances cristalloïdes un chemin colloïde vers les cylindres primitifs et les fibrilles qui les composent, c'est-à-dire vers les éléments actifs. Ces éléments contractiles différenciés sont donc disposés au sein d'une substance qui leur sert de charpente et les soutient mécaniquement, en même temps qu'elle est la voie de leurs échanges nutritifs. C'est elle qui, pendant la contraction, reçoit le liquide dont

ils se déchargent, et ce liquide la gonfle et l'élargit pour un moment. Elle est l'intermédiaire obligé de toutes les actions nutritives. Les liquides de la circulation n'abordent jamais l'élément contractile qu'après l'avoir traversée.

Le sang n'agit sur le muscle qu'indirectement, et la substance musculaire en est séparée par une double barrière dont l'on pourrait comparer chacune à la membrane d'un dyaliseur. Le faisceau primitif tout entier, limité par le sarcolemme, est en effet plongé dans le tissu connectif lâche baigné par la lymphe. Cette dernière est interposée entre les capillaires sanguins et la fibre musculaire. Mais les liquides nutritifs, pour arriver jusqu'aux cylindres primitifs, traversent successivement l'enveloppe sarcolemmique et la gangue protoplasmique qui environne chacun d'eux. Après quoi seulement ils les abordent, vraisemblablement modifiés utilement dans leur double passage à travers des milieux colloïdes.

Cette disposition compliquée paraît en rapport avec la grande activité du muscle. Ce dernier est incessamment, en effet, le théâtre d'échanges nutritifs. Au moment où il se contracte, sa substance musculaire abandonne un liquide qui se répand dans l'intervalle de ses cylindres primitifs et gorge le protoplasma ; voilà un premier échange de matières. Il revient au repos, la substance contractile reprend le liquide exprimé : second échange de matières. Ceci suppose une grande activité dans les actions chimiques, et l'on en trouve la preuve dans ce fait que, le sang, qui traversait presque sans changer de couleur le muscle au repos, sort à l'état de sang noir et veineux de la masse musculaire qui vient de se contracter. L'oxygène du sang a presque complétement disparu dans cette opération ; l'hémoglobine est réduite. Aussi les déchets organiques sont-ils nombreux, et, ainsi que l'ont montré les élèves de Ludwig, la contraction musculaire, et même les mouvements passifs des membres

(c'est-à-dire des actions très-atténuées), font-ils couler la lymphe à flots dans ses vaisseaux efférents. Ainsi lorsqu'il agit, le muscle subit une série d'actions chimiques qui concourent puissamment à sa nutrition. Ces actions sont supprimées par le repos, les liquides nutritifs n'éprouvent presque point de modifications en traversant la masse musculaire inactive, qui subit consécutivement une sorte d'inanition. Aussi s'atrophie-t-elle plus ou moins dans ces conditions. Chacun connaît l'amaigrissement qui survient dans les membres longtemps maintenus dans l'immobilité par suite d'un rhumatisme ou d'une fracture. Ce n'est point la disparition du tissu adipeux qui amène ici la diminution de volume. C'est la substance contractile des muscles qui s'amoindrit.

III. Nous pouvons comprendre maintenant le mécanisme d'un certain nombre d'altérations subies, dans l'état pathologique, par les éléments anatomiques des muscles striés. Je me bornerai à rappeler seulement les principales, celles des faisceaux primitifs, c'est-à-dire les lésions que, dans l'espèce, on pourrait nommer élémentaires. Ces lésions sont de trois ordres : 1° *Lésions de nutrition*; 2° *Lésions formatives*; 3° *Lésions* que l'on pourrait appeler *nutri-formatives* parce qu'elles participent des deux premières variétés.

La première des lésions de nutrition est l'*atrophie*. Nous venons de rappeler l'une des conditions de sa production. Il en est beaucoup d'autres dans le détail desquelles je ne pourrais entrer qu'en anticipant sur des données générales avec lesquelles vous ne serez familiarisés que plus tard. Je me bornerai donc à signaler ce qui arrive lorsqu'un muscle subit l'atrophie. L'on voit alors diminuer le volume des faisceaux primitifs. Ils conservent leur sarcolemme, leurs noyaux, leur striation régulière; néanmoins leurs dimensions décroissent progressivement. Il est probable qu'alors

la substance contractile élaborée primitivement au sein des protoplasma subit une sorte de résorption lente et graduelle, sans que le reste de la matière striée présente de modifications appréciables. La fibre s'amoindrit donc en restant, d'ailleurs, semblable à elle-même. Je dois vous dire aussi un mot de la *transformation* graisseuse. Et, tout d'abord, il faut bien savoir que même un muscle sain peut renfermer de notables proportions de graisse sans être pour cela en dehors des conditions physiologiques. Prenons pendant l'hiver une grenouille quelconque, parfaitement saine en tous points, et traitons l'un quelconque de ses muscles par l'acide osmique à 1 p. 200. L'intervalle des cylindres primitifs paraîtra, dans un grand nombre de faisceaux, rempli de granulations graisseuses colorées en noir par le réactif. Les muscles rouges, chez les divers animaux qui en possèdent, renferment toujours de la graisse disposée de la même façon. Les muscles ordinaires du chien bien portant sont souvent aussi dans ce cas. Quant aux muscles du cœur de l'homme et des animaux, ils sont à peu près constamment chargés de graisse dans certaines de leurs parties, et, depuis les travaux de Stokes, l'on a certainement exagéré l'influence de la dégénération graisseuse du cœur sur les mouvements de cet organe, en même temps que, d'autre part, la fréquence de la lésion.

La *dégénérescence pigmentaire* doit être soigneusement distinguée de la précédente. Elle existe presque toujours dans les faisceaux musculaires du cœur sain ; dans les autres muscles, chez l'homme, on ne la rencontre pas en dehors de l'état pathologique. Elle consiste dans un dépôt de granulations arrondies ou anguleuses, colorées en brun plus ou moins foncé, siégeant sous le sarcolemme ou dans l'épaisseur même de la substance musculaire. Ces granulations pigmentaires proviennent vraisemblablement d'une transformation de l'hémoglobine musculaire, et on les voit se montrer régulièrement lorsque le muscle est

frappé de mort dans l'organisme vivant, par exemple dans les infarctus, dans les abcès métastatiques ; enfin, dans les muscles des fœtus morts dans la cavité utérine et qui y ont séjourné quelques semaines après qu'ils ont cessé de vivre.

Un troisième ordre de lésions musculaires ntritives est constitué par la transformation vitreuse (cireuse de Zenker) assez fréquente dans les maladies fébriles graves et qu'il faut se garder de confondre avec les lésions consécutives à la rupture des faisceaux primitifs des muscles. Etendons sur une lame de liége percée à son centre la langue d'une grenouille, et maintenons-l'y fixée et tendue très-fortement à l'aide d'épingles. Un certain nombre de faisceaux paraîtront comme vitreux, homogènes, sans apparence de striation transversale. Pour reconnaître cette striation il faut employer un fort grossissement; alors elle se montre simple et formée de stries obscures, étroites, rapprochées jusqu'à se confondre. C'est que la substance musculaire a été brisée par l'extension forcée, et s'est rétractée, revenant sur elle-même pour former une masse d'aspect translucide et homogène. La véritable dégénérescence vitreuse est tout autre ; elle semble être le résultat d'un phénomène vital, peut-être des hautes températures qui accompagnent les fièvres ou les inflammations locales et qui peuvent atteindre parfois le degré de coagulation de la myosine. Toujours est-il que la fibre altérée ne contient plus, au lieu et place de la substance contractile, qu'un cylindre transparent que le carmin colore en rose foncé. Cette coloration est la caractéristique de la lésion. Ainsi transformé, le faisceau primitif devient rigide, et comme il est dès lors composé d'une substance fragile, la contraction des fibres voisines, restées saines dans les masses musculaires adjacentes, agit mécaniquement sur la substance musculaire dégénérée et la brise irrégulièrement. C'est pourquoi, dans les dégénérescences anciennes, l'on voit le bloc vitreux contenu dans le sarcolemme intact, fendillé dans tous

les sens et séparé en blocs qui parfois ressemblent, dans leur disposition, à l'appareil de maçonnerie d'un mur.

La dégénération vitreuse n'a été jusqu'à présent observée que sur le cadavre. Il est plus que probable qu'elle existe pendant la vie, mais son étude dans ces conditions reste à faire. Je dois recommander aux cliniciens, à ce sujet, l'emploi du harpon de Duchenne (de Boulogne) qui leur permettra d'enlever, sans aucun risque, les fibres altérées sur le vivant.

Je n'entrerai pas, Messieurs, dans le détail des autres altérations musculaires, il me suffira de vous les avoir signalées et de les avoir classées. Leur étude appartient du reste exclusivement à l'anatomie pathologique descriptive. Telle est par exemple l'hypertrophie, qui se juge presque entièrement par des mensurations, et dont le mécanisme est encore mal connu.

Nous avons épuisé l'étude des muscles striés ordinaires, pâles et rouges. Nous en avons étudié la structure, le mode d'action, le développement. Nous allons passer à la description de muscles d'un autre ordre, et nous commencerons, dans la prochaine leçon, l'analyse histologique des éléments contractiles du cœur.

VINGT-DEUXIÈME LEÇON

Sommaire. — I. Etude du muscle cardiaque. — Caractère fondamental des cellules musculaires en voie de développement. — Formes analogues aux fibres musculaires embryonnaires représentées dans le myocarde par les traînées cellulaires du réseau de Purkinje. — Modes de préparation, analyse histologique des cellules de Purkinje, leur gaîne d'enveloppe, leur continuation avec les fibres cardiaques proprement dites. — Valeur morphologique du réseau de Purkinje. — II. Etude du muscle cardiaque proprement dit ; division du sujet. — Cellules soudées entre elles et formant entre elles des fibres ramifiées dans tous les sens. — Caractéristique anatomique du cœur sanguin. — Les cellules cardiaques sont soudées par un ciment et non simplement fusionnées ; manière de mettre en évidence les traits de ciment; (a) macération prolongée dans les solutions acides diluées, (b) méthode d'imprégnation par le nitrate d'argent. — Etude du réseau myocardique en général ; structure des parois auriculaires du cœur de la grenouille. — Cloison inter-auriculaire. — Résumé des notions acquises sur la constitution histologique du myocarde (*24 mars 1876*).

Messieurs,

J'aborde aujourd'hui l'étude d'un muscle bien différent de ceux qui nous ont occupés jusqu'à présent, le *muscle cardiaque,* dont les contractions s'effectuent brusquement, bien qu'elles soient involontaires et qu'il appartienne à la série des muscles de la vie organique. La structure du muscle cœur est aujourd'hui suffisamment connue pour que nous en puissions faire assez facilement l'analyse histologique, mais son mode de fonctionnement est plus mystérieux; aussi, l'histoire physiologique du cœur contient-elle un

nombre relativement considérable de lacunes, et je me considérerai comme heureux si je parviens à en combler quelques-unes.

Je commencerai par étudier tout d'abord la structure propre du cœur, considérée simplement au point de vue morphologique, afin de la comparer à celle des muscles striés des deux ordres dont nous venons d'achever l'histoire. Nous chercherons, en second lieu, quelles particularités présente le muscle cardiaque dans son mode de contraction ; nous nous efforcerons enfin d'entrevoir quelles modifications fonctionnelles peuvent être mises en regard des modifications morphologiques subies par la substance musculaire au sein de l'organe central de la circulation. Nous aurons rempli, de la sorte, je pense, le cadre que, jusqu'ici, nous nous sommes tracé dans l'étude des questions d'anatomie générale.

Anatomie générale du muscle cardiaque. — Leuwenhœk et après lui Kölliker, constatèrent les premiers que la chair musculaire du cœur (ou le *myocarde*) est composée de faisceaux primitifs analogues à ceux des muscles striés ordinaires, pâles et rouges, mais en différant en ce qu'ils subissent une foule de branchements en Y, et s'anastomosent entre eux de cette façon pour former un vaste réseau contractile. Au premier abord, la structure du muscle cardiaque paraît donc profondément différente de celle de tous les autres muscles, puisqu'au lieu d'être indépendants tous ses faisceaux primitifs sont reliés les uns aux autres et sont solidaires entre eux. Cependant les différences sont moins considérables qu'on le pourrait penser à première vue, et, si l'on commence l'histoire du cœur par un certain côté, l'on reconnaît que la cellule cardiaque contractile n'est pas, au point de vue morphologique général, aussi différente qu'elle le semble d'abord de la cellule musculaire striée ordinaire.

Vous vous souvenez, certainement, Messieurs, de l'histoire générale du développement des muscles striés ordinaires. Je vous l'ai présentée dans l'une des dernières leçons. Quelle est, tout à fait à l'origine du développement, la structure du faisceau musculaire primitif de l'expansion membraneuse de la queue d'une larve de grenouille ? La cellule embryonnaire initiale s'est départie en deux régions, l'une formée de protoplasma granuleux semé de noyaux, c'est la *zone protoplasmique*, l'autre au sein de laquelle se forme, dans son arrangement définitif, la substance striée contractile, c'est la *zone musculaire* de l'élément. Cette répartition de la substance protoplasmique et de la substance contractile en deux régions distinctes d'une même cellule existe, nous l'avons vu, à l'origine du développement de tous les muscles striés, aussi bien chez les vertébrés supérieurs que chez les batraciens anoures ; mais elle est transitoire et purement embryonnaire. Dans le cœur de certains animaux, au contraire, cette même forme est persistante dans l'état adulte, et peut servir de trait d'union entre les muscles ordinaires et le muscle cardiaque ; elle appartient aux fibres dites de *Purkinje*.

Lorsque l'on ouvre le cœur d'un mouton ou d'un bœuf, l'on voit sous l'endocarde une série de filaments fins et réticulés qui dessinent une série de mailles ; au niveau des oreillettes et des ventricules, ce sont des filaments translucides anastomosés entre eux et formant des nœuds par leurs anastomoses. En 1845, Pukinje découvrit ces fibres et pensa avoir affaire à un réseau nerveux. Il constata à l'aide du microscope que ce prétendu réseau nerveux était composé de grains disposés comme ceux d'un chapelet. Chaque grain répondait à une cellule, qu'il compara d'une part aux cellules ganglionnaires, d'autre part aux cellules cartilagineuses, et sa conclusion fut néanmoins qu'il s'agissait ici d'un réseau appartenant à un appareil musculaire spécial.

Cette dernière conception était parfaitement exacte, elle a été développée, du reste, par tous les histologistes qui se sont succédé. Mais la description des fibres de Purkinje est loin d'être aujourd'hui classique et complète. Nous allons la reprendre dans ses détails.

Nous avons vu que chez certains animaux les fibres de Purkinje dessinent sous l'endocarde auriculaire et ventriculaire, un réseau visible à l'œil nu. Mais c'est principalement dans les ventricules du cœur du mouton, sur les colonnes charnues de premier ordre, auxquelles s'insèrent la tricuspide et la mitrale qu'il importe de les observer. Le réseau s'étend à la surface des muscles papillaires et s'y moule en en suivant les contours. Il apparaît sous la forme de tractus épais ou fins suivant les hasards de la division des branches, et qui paraissent sous l'aspect de filaments d'un gris de perle qui tranche sur la coloration opaque et mate donnée par la couche graisseuse sous endocardique. Presque partout, en effet, le réseau de Purkinje est suivi par du tissu adipeux étalé en surface, et qui comble les intervalles de ses mailles.

Pour étudier le réseau de Purkinje, que nous venons de décrire sommairement à l'œil nu, il convient de le séparer des parties subjacentes. Pour cela, l'on peut se servir de plusieurs méthodes. A l'aide d'un fin scapel bien tranchant, l'on trace sur une région de l'endocarde riche en fibres de Purkinje, deux lignes d'incision superficielles qui se coupent à angle obtus. Avec des pinces, on saisit l'endocarde au niveau de l'angle formé par le concours des deux lignes d'incision et on le soulève doucement ; lorsque le lambeau a acquis des dimensions convenables on le coupe à sa base et on l'étale sur une lame de verre, en le tendant par le procédé ou tour de main de la demi-dessiccation.

L'opération est rendue infiniment plus facile lorsqu'on prend soin de fixer préalablement l'endocarde dans sa forme. Ceci peut se faire soit en arrosant la surface interne

du cœur, pendant quelques minutes, avec de l'alcool à 36°, de Cartier, soit en versant sur la membrane quelques gouttes d'une solution d'acide osmique à 1 p. 0/0.

Une dernière méthode consiste à faire macérer dans l'alcool au tiers de petits fragments de cœur revêtu de son endocarde ventriculaire. Au bout d'un ou deux jours l'endocarde s'enlève facilement à l'aide de la pince, entraînant avec lui le réseau subjacent de cellules de Purkinje. Il suffit alors de dissocier légèrement avec des aiguilles le lambeau enlevé pour isoler des fragments du réseau ou même des cellules qui deviennent libres et se prêtent de la sorte individuellement à l'observation.

Une préparation de fibres de Purkinje faite après l'action peu prolongée de l'acide osmique, tendue sur la lame de verre, et colorée à l'aide du picro-carminate d'ammoniaque à 1 p. 0/0, montre des particularités intéressantes. Les traînées que l'on voit à l'œil nu sous forme de filaments gris sont formées par des rubans aplatis constitués par des cellules soudées entre elles à la manière des épithéliums. Si, avant d'enlever le lambeau d'endocarde, on a fortement argenté la surface de la séreuse, et si, après un séjour de quelques heures dans l'eau distillée, l'on a chassé à l'aide du pinceau l'endothélium disposé à la surface de l'endocarde, on reconnaît que les cellules qui forment par leur union les filaments de Purkinje sont séparées les unes des autres et soudées entre elles par un ciment qui réduit le sel d'argent. Lorsque les travées du réseau sont constituées par une seule chaîne de cellules soudées bout à bout, le ciment qui les unit forme des traits transversaux perpendiculaires à l'axe de la traînée. Sur des travées plus épaisses, il y a deux ou trois rangs de cellules dans le sens transversal ; les lignes de ciment prennent alors l'apparence de celles qui unissent entre elles les pièces polygonales d'une traînée de dalles. Sur tous les points où le ciment intercellulaire existe, le lignes de démarcation entre les

cellules paraissent sous forme de traits droits. Latéralement, à la périphérie du faisceau, chaque cellule présente un bord légèrement convexe de façon que la limite de la traînée acquiert à droite et à gauche un aspect festonné.

Chaque cellule présente à son centre un gros noyau muni d'un nucléole, souvent même il existe dans chaque cellule deux noyaux séparés par un minime intervalle. Autour de ces noyaux on trouve une masse de protoplasma granuleux,

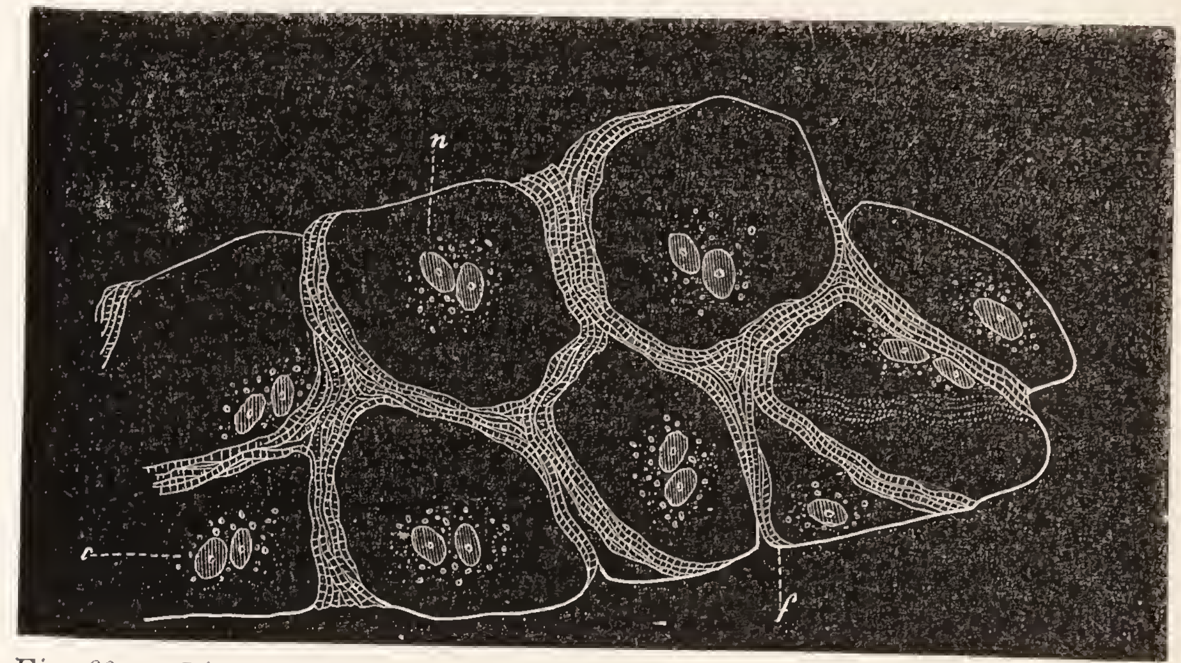


Fig. 60. — Réseau de Purkinje du cœur du mouton. — *n*, Noyaux. — *c*, Protoplasma. — *f*, Substance musculaire striée.

fréquemment chargé de grains de pigment jaune. Mais la périphérie de la cellule présente un aspect tout à fait particulier ; à mesure que l'on s'éloigne du noyau, l'on voit se dessiner sur tout le pourtour de l'élément une striation entièrement analogue à celle des faisceaux musculaires primitifs. Cette striation est longitudinale et transversale. La striation longitudinale est bien marquée, elle correspond à des cylindres primitifs de Leydig.

De cette disposition résulte l'aspect typique en réseau que montrent, à l'œil nu ou à un faible grossissement, les cellules que nous venons de décrire. On voit que ces cellules sont évidemment de nature musculaire ; elles ont une grande analogie avec les cellules musculaires ordi-

naires, considérées au début de leur développement. De même que les cellules musculaires de la queue des têtards, celles de Purkinje sont départies en deux zones, l'une protoplasmique, l'autre musculaire. La différence fondamentale consiste en ce que la substance contractile, au lieu de se former dans l'une des moitiés de la cellule embryonnaire, de manière à occuper une zone limitée par un trait rectiligne, s'édifie concentriquement au noyau, et enveloppe l'élément tout entier comme d'une écorce de substance musculaire.

Au point de vue de l'anatomie générale, la cellule de Purkinje ne paraît donc être morphologiquement rien autre chose qu'une cellule musculaire embryonnaire, qui s'est arrêtée à un stade relativement peu élevé de son développement.

Les trainées des cellules de Purkinje, constituées comme nous venons de le dire, forment des faisceaux plus ou moins gros. Chacun d'eux est limité extérieurement par une membrane de tissu connectif, qui le suit dans sa direction axiale. Cette membrane ne constitue pas à la traînée une enveloppe simple, analogue au sarcolemne des fibres striées ordinaires ; elle est constituée par des plans superposés de fibres conjonctives, séparés les uns des autres par des cellules plates et constituant une sorte de gaîne lamelleuse.

Latéralement, sur les points où il cesse de s'étendre, profondément, et se continuant avec celui des fibres musculaires du cœur, le réseau de Purkinje change graduellement sa forme, ses cellules constitutives s'allongent, la disposition axiale de la substance musculaire striée devient prédominante et les cellules de Purkinje se changent en fibres cardiaques que nous allons décrire tout à l'heure. Quelques fois la succession entre la cellule de Purkinje et la cellule cardiaque, au lieu de se faire par une série non-nterrompue d'intermédiaires insensibles, s'effectue de la

manière suivante : du réseau de Purkinje se dégage une branche formée de cellules soudées bout à bout et disposées sur une seule rangée : certaines de ces cellules s'allongent, le manchon de substance musculaire striée devient plus épais latéralement ; à l'une de ces cellules, qui présentent l'aspect d'une cellule cardiaque proprement dite, en succèdent d'autres qui reprennent leur type primitif, de telle sorte qu'on voit une ou plusieurs fibres musculaires cardiaques s'intercaler, pour ainsi dire, entre des cellules de Purkinje, mais à la fin de la chaîne cellulaire le passage s'établit définitivement et la fibre cardiaque est constituée.

Ici une question se présente : quelle est la signification morphologique du réseau de cellules musculaires que nous venons de décrire? Remak et ensuite Aeby considérèrent ce réseau comme une forme embryonnaire ; Kölliker adopta cette opinion, qui est aussi pleinement la nôtre; fondamentalement il n'existe pas de différence appréciable au point de vue morphologique, entre un élément musculo-formatif en voie de développement et une cellule de Purkinje.

Nous sommes donc conduits à penser que cette dernière n'est qu'une cellule musculaire arrêtée dans son développement et fixée dans sa forme embryonnaire. Telle n'a pas été l'opinion de Max Lehnert, qui a récemment soutenu que le réseau de Purkinje n'était formé que par des cellules englobées dans un réseau musculaire indépendant. Si, en effet, l'on traite par le pinceau un fragment d'endocarde préalablement fixé dans sa forme par l'action longtemps continuée de l'acide chromique ou du liquide de Muller, on peut détruire mécaniquement la partie centrale des cellules de Purkinje et mettre en évidence un réseau musculaire formé par l'ensemble des coques striées qui environnent chacune des cellules. Mais il serait erroné de conclure avec Lehnert que les noyaux et le protoplasma qui les entoure sont indépendants du réseau musculaire strié dont ils occupent les mailles. Et tout d'abord, il est

difficile de supposer dans l'état actuel de la science un système formé par de la substance musculaire absolument indépendante de corps cellulaires. En second lieu, il est extrêmement facile de démontrer que chaque cellule de Purkinje constitue un tout dont les éléments, noyaux et protoplasma d'une part, substance striée de l'autre, sont absolument solidaires. Je détache un lambeau de l'endocarde contenant des fibres de Purkinje ; je l'étends sans le mouiller sur une lame de verre, j'ajoute une goutte de solution de potasse à 40 0/0 ; au bout de quelques minutes, toutes les traînées de Purkinje se résolvent en une série de grains. L'action de la potasse a dissous le ciment qui unissait les cellules musculaires entre elles ; ces dernières, mises en liberté, se composent d'un ou deux noyaux d'une zone protoplasmique, et d'une écorce formée de substance contractile striée. J'ai assez insisté précédemment sur l'action de la potasse comme réactif isolant les éléments cellulaires dans leur entier, pour m'abstenir de répéter ici les raisons pour lesquelles la réaction précédente nous permet de conclure que l'écorce de substance contractile appartient bien à la périphérie de chacune des cellules musculaires composant le réseau de Purkinje. Les passages insensibles de ces cellules à l'état de fibres cardiaques et la comparaison que nous en avons faite avec les éléments musculaires en voie de développement, justifient en outre pleinement, je pense, l'opinion que je viens de développer et que je défends.

Etude du muscle cardiaque. — De même que les fibres de Purkinje, les éléments constitutifs du muscle cardiaque consistent dans des cellules soudées bout à bout et disposées en réseau. La différence fondamentale entre les deux consiste en ceci, qu'au lieu de former des traînées disposées sur un seul plan, les cellules cardiaques forment des chaînes qui se ramifient dans tous les plans. Cette structure

à la fois réticulée et cellulaire du cœur est du reste absolument typique. Elle a été mise en lumière en 1871, par Weissmann. Un fragment du cœur de la grenouille est placé pendant une demi-heure dans une solution de potasse à 40 0/0; au bout de ce temps, ce fragment, agité dans le liquide additionnel, se désagrège absolument et tombe en poussière. Si nous examinons maintenant les produits de la dissociation, nous les trouvons formés d'éléments similaires. Ce sont des cellules irrégulièrement fusiformes ou plutôt présentant l'aspect de parallélogrammes allongés. Quand on les regarde de profil, les cellules paraissent plates ou légèrement renflées en fuseau, ou enfin tout à fait linéaires, suivant le hasard de l'orientation et des plis. La cellule contient un noyau; ce noyau est intérieur, c'est-à-dire contenu au sein d'une substance striée qui l'enveloppe de toutes parts. Cette dernière substance est longitudinalement divisée en bâtonnets parallèles entre eux, correspondant à des cylindres primitifs, et ces cylindres sont eux-mêmes striés en travers. Tous ces divers détails s'observent parfaitement dans le cœur de la grenouille traité par la potasse, mais pour obtenir des préparations persistantes, il convient d'employer une autre méthode. Un fragment du cœur de la grenouille, de la tortue, du lézard gris ou de tout autre vertébré à sang froid, est placé pendant quelques jours dans l'alcool

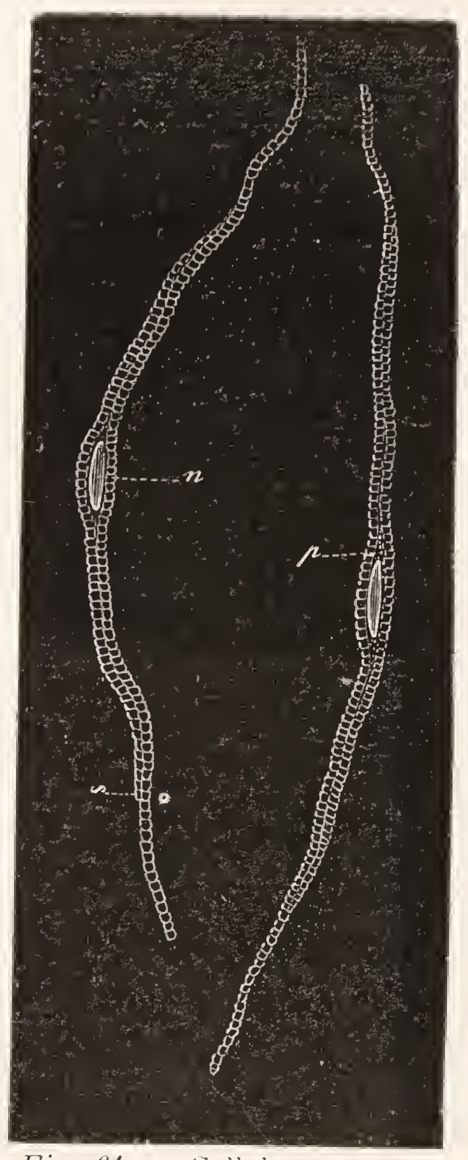


Fig. 61. — Cellules musculaires du cœur de la grenouille isolées par l'alcool au tiers.— *n*, noyaux. — *p*, cylindres musculaires primitifs.

au tiers ; au bout de ce temps, il se résout en ses cellules constitutives par la simple agitation dans une goutte de picro-carminate d'ammoniaque. Le noyau se colore alors en rouge, la substance musculaire prend une teinte orangée, et la préparation peut être conservée indéfiniment dans la glycérine. Des fragments du cœur des mammifères traités de la même façon se résolvent en cellules de la même manière. Le myocarde du lapin, par exemple, se fragmente en segments irrégulièrement quadrilatères qui, à leurs deux extrémités et suivant le grand axe de l'élément, montrent une terminaison irrégulièrement scalariforme. Chaque cellule contient un ou deux noyaux situés au centre d'un fuseau de protoplasma qui, chez les vieux animaux ou dans les cœurs malades, renferme fréquemment des grains de pigment coloré en brun jaunâtre.

En résumé, tout cœur sanguin est constitué par des cellules soudées entre elles, striées à leur périphérie, anastomosées et formant des chaînes qui s'irradient dans tous les plans et dont chaque anneau consiste en un élément cellulaire.

Il résulte de là qu'à l'aide d'un fragment de myocarde, gros comme une tête d'épingle, l'histologiste le moins exercé peut reconnaître, à l'aide de la potasse à 40 ou de l'alcool au tiers, la nature du muscle que l'on soumet à son analyse ; il peut, si je puis ainsi m'exprimer, faire le *diagnostic du tissu*.

Les cellules musculaires cardiaques, mises en évidence et isolées par ces procédés, forment par leur union des réseaux rameux qu'avait découverts Leuvenhoek. Mais les méthodes de dissociation ne nous permettent nullement de décider si, dans la fibre cardiaque ramifiée, les cellules sont soudées entre elles par un ciment ou simplement fusionnées. Cette question a été posée par Kölliker, qui pense que les éléments musculaires du cœur sont fusionnés les uns

avec les autres et non point soudés. A l'appui de son opinion Kölliker invoque l'existence des deux noyaux que l'on observe fréquemment au sein d'un même segment isolé par l'action de la potasse. Vous concevez, Messieurs, que cet argument est de nulle valeur ; nous savons, en effet, que

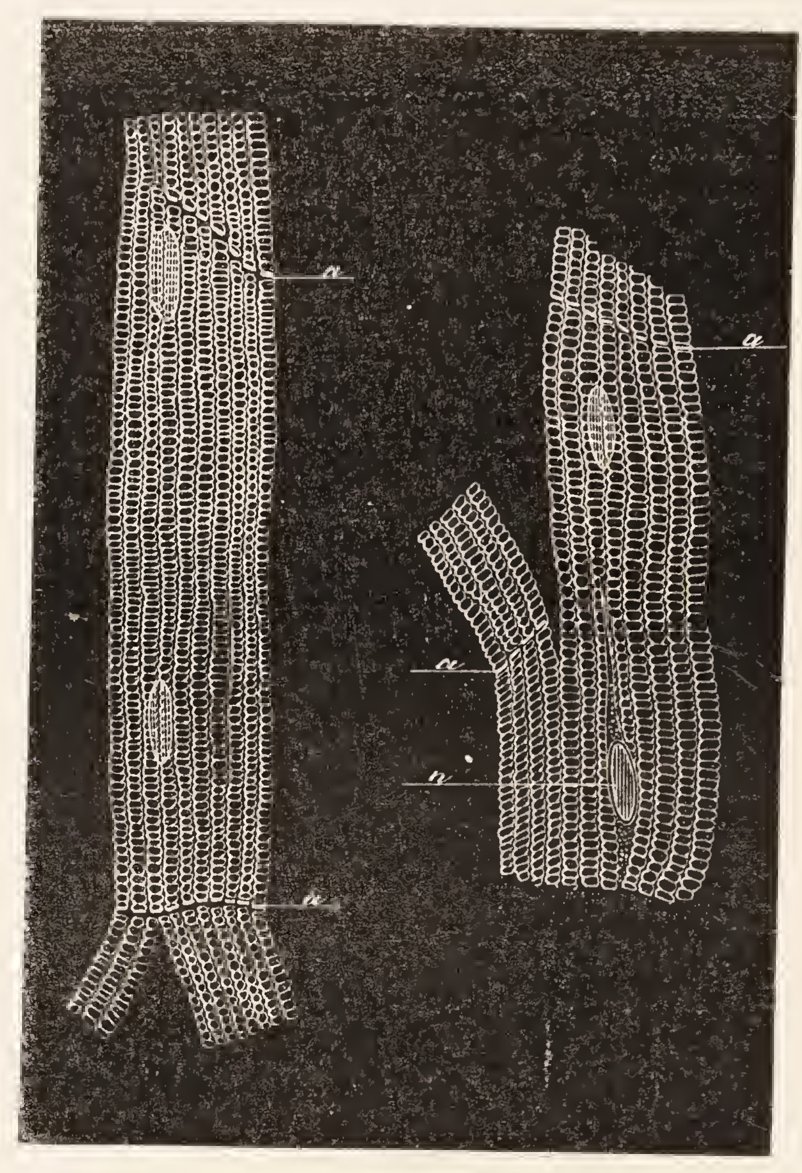


Fig. 90. — Faisceaux primitifs du cœur du chien. — *a, a*, Traits scalariformes séparant les segments musculaires successifs. — *n*, Noyaux de ces segments (macération dans l'acide chlorhydrique à 1 p. 10.000.)

nombre d'éléments cellulaires possèdent des noyaux multiples. Mais il existe, en outre, dans la continuité des fibres cardiaques ramifiées une série de points de soudure dont l'étude attentive rend absolument inacceptable l'opinion de Kölliker. J'ai placé hier dans une solution d'acide chromique à 1 p. 1000 un minime fragment de cœur du chien ; ce matin le fragment, lavé, a été placé pendant quelques

heures dans le picro-carminate d'ammoniaque, puis dissocié dans l'eau et monté dans la glycérine additionnée d'acide formique au centième. Les fibres arborisées de Leuvenhoek se voient nettement dans la préparation qui vous est soumise ; leurs noyaux à peu près équidistants sont colorés en rose ; la substance musculaire est teinte en rouge orangé. A une certaine distance de chacun de ces noyaux ou même de deux noyaux réunis dans un fuseau protoplasmique et dans un même segment, vous voyez, au-dessus et au-dessous des noyaux, des traits clairs qui coupent transversalement la fibre cardiaque en la traversant d'un bord à l'autre. Ces traits sont dirigés non point d'une manière rectiligne, mais en une sorte d'escalier dont chaque pas répond à l'intervalle de deux cylindres primitifs adjacents, dont chaque marche ou palier répond à l'un des disques de la substance contractile.

Les traits intercellulaires constituent de véritables points de soudure ; ils apparaissent dans toutes les préparations de myocarde qui ont subi soit l'action de l'alcool au tiers, soit celle de l'acide chlorhydrique ou chromique à un pour mille, soit enfin de la glycérine formique.

Le trait que nous venons de décrire est véritablement un trait de ciment. C'est ce que Eberth a démontré il y a quelques années, et ses préparations ont seules ébranlé Kölliker dans son opinion. Voici comment il faut procéder pour imprégner d'argent les traits qui séparent les segments cardiaques les uns des autres. Un fragment de l'endocarde est enlevé à l'aide de la pince et des ciseaux ; le myocarde est ainsi mis à nu, il est lavé à l'eau distillée puis arrosé, à l'aide d'une pipette, avec une solution de nitrate d'argent à 1 p. 500 ; le fragment de cœur ainsi traité par l'argent est lavé de nouveau, puis immergé dans l'eau distillée et renfermé pendant une heure dans un endroit obscur, après quoi on le dissocie avec des aiguilles. On voit alors que le trait d'Eberth, devenu très-évident dans

les préparations montées dans la glycérine, occupe toute l'épaisseur du faisceau. C'est à savoir qu'en abaissant l'objectif, on le voit se poursuivre de la face antérieure à la face postérieure de la fibre cardiaque. L'on constate de la sorte que la direction générale de la soudure est analogue à celle affectée ordinairement par le trait d'une fracture en bec de flûte opérée sur un os long. Mais non-seulement cette direction générale existe sous la forme d'une surface continue dans toute l'épaisseur de la fibre,les bords du trait sont en outre dentés, affectant une disposition scalariforme sur les détails de laquelle nous reviendrons plus tard.

Ainsi les fibres cardiaques sont formées de faisceaux primitifs, qui, au lieu d'être rectilignes, étendus comme ceux du biceps d'une cupule tendineuse à une autre, sont ramifiés dans tous les plans. Cette forme arborisée du tissu myocardique découverte par Leuvenhoek, oubliée, puis retrouvée par Kölliker, constitue le caractère morphologique le plus saisissant de la structure du muscle cardiaque. En outre, cette chaîne ramifiée est constituée par une infinité de cellules musculaires soudées bout à bout par un ciment analogue à celui des épithéliums.

Le réseau des fibres cardiaques est surtout manifeste au niveau des oreillettes minces et membraneuses des animaux de petite taille ; chez la grenouille, il est facile de montrer ce réseau en opérant de la manière suivante : la cavité thoracique de l'animal est ouverte largement, une ligature est posée sur les veines qui se rendent au cœur, le bulbe aortique est ouvert avec les précautions voulues et l'on pousse dans les cavités cardiaques, de manière à les distendre, de l'eau salée à 1 p. 100. Une dernière ligature est posée sur l'aorte, le cœur gonflé par l'injection est enlevé en totalité à l'aide de ciseaux, puis porté dans une solution d'acide osmique à 1 p. 100. Au bout d'un temps très-court, l'organe est fixé dans sa forme, toutes ses parties sont rigides, on peut facilement

le disséquer sous l'eau distillée. La mince cloison interauriculaire peut être alors enlevée et placée sur une lame de verre dans son état de développement parfait, car, après l'action de l'acide osmique, elle ne se rétracte plus. La préparation colorée lentement sous la lamelle à l'aide du picro-carminate d'ammoniaque, et examinée dans la glycérine, montre un élégant réseau de fibres musculaires cardiaques anastomosées; ces fibres s'entre-croisent de mille manières, et leurs points nodaux forment des chiasmas. La structure réticulée du cœur est ainsi mise en évidence d'une manière absolument complète.

VINGT-TROISIÈME LEÇON

SOMMAIRE. — Dimensions comparatives des fibres musculaires des oreillettes et des ventricules chez le lapin. — I. Etudes des noyaux des segments musculaires cardiaques ; leur situation au centre du faisceau, noyau unique, cas ou le noyau est double.—II. Protoplasma musculaire ; fuseau péri-nucléaire, traînée qui en part suivant l'axe du faisceau primitif. — Interposition du protoplasma à la substance contractile : le protoplasma n'est pas contenu seulement dans le fuseau central, il se répand entre les cylindres primitifs, du centre du faisceau à sa périphérie.— III. Etude de la substance musculaire ; cœur des embryons, cœur des chéloniens ; par quoi est représenté le sarcolemme ; — Analyse de la striation ; fixation du cœur dans sa forme après distension par injection forcée. — Action de l'acide osmique. — Le disque épais est clivé souvent en trois pièces. — Le trait de ciment unissant deux segments cardiaques successifs se fait au niveau des intervalles des cylindres primitifs et suit transversalement les disques minces. — IV. Tissu connectif du myocarde, fentes de Henle. — V. Vaisseaux du cœur, leur disposition générale ; le cœur des batraciens anoures est une éponge sanguine, celui des mammifères une éponge lymphatique. — Raisons probables de cette disposition. (*6 avril 1876.*)

Messieurs,

Nous avons étudié, dans a précédente leçon, la disposition réticulée des fibres cardiaques. Nous avons montré que ces fibres sont formées de segments cellulaires placés bout à bout et soudés entre eux. Nous avons fait en dernier lieu l'étude des parois de l'oreillette cardiaque chez la grenouille. Les portions auriculaires et ventriculaires du myocarde, tout en conservant une même structure générale typique, présentent cependant, quant à leurs dimen-

sions, des différences qu'il importe de signaler. C'est ainsi qu'ordinairement les éléments des fibres cardiaques sont plus étroits et plus longs dans les oreillettes que dans les ventricules. Chez le lapin, ces différences sont nettement accusées. Dans l'oreillette, les segments musculaires ont une longueur de quatre-vingts à cent μ et une largeur de douze μ ; dans le ventricule, la longueur est de soixante à quatre-vingts μ et la largeur de trente à quarante seulement. Il est bien entendu que ces rapports sont variables avec les espèces animales, et que les comparaisons précitées n'ont de valeur que pour le cas particulier où elles ont été effectuées. Nous les donnons ici comme exemples.

Nous allons étudier actuellement les fibres musculaires du cœur en détail. Elles contiennent: 1° des noyaux; 2° une substance protoplasmique ; 3° une substance musculaire striée; nous aurons à déterminer si cette substance est identique à celle des muscles à contraction brusque et volontaire; 4° le groupement des fibres musculaires cardiaques devra nous occuper ; 5° ses vaisseaux sanguins et ses lymphatiques ; 6° son tissu connectif ; 7° enfin son développement devront être successivement étudiés.

I. *Noyaux.* — Les noyaux des fibres musculaires cardiaques ont un siége très-différent de celui des noyaux des muscles striés ordinaires par rapport à la substance contractile striée. Au lieu d'être situés à la périphérie de l'élément, ils siégent ordinairement à son centre. C'est pourquoi, dans une préparation de fibres cardiaques convenablement dissociées, et colorées à l'aide du picro-carminate d'ammoniaque, si l'on met l'objectif au point tout à fait à la surface de la préparation, l'on n'a que l'image nette de deux striations longitudinale et transversale. Le noyau n'est vu que par transparence. Si au contraire l'on abaisse l'objectif de façon à voir nettement le noyau, la striation du plan profond paraît en transparence et

l'image du noyau semble la recouvrir. L'impression première qui résulte de cette observation est donc que le noyau est enfoui dans la substance contractile et placé au centre de cette dernière. Cette notion est entièrement corroborée par l'examen des coupes transversales, faites sur un fragment de cœur desséché ou durci par l'action successive de l'alcool, de la gomme, et de l'alcool. De pareilles préparations doivent être, bien entendu, colorées au picro-carminate et examinées dans l'eau ou la glycérine.

Sur les préparations faites de façon que les fibres

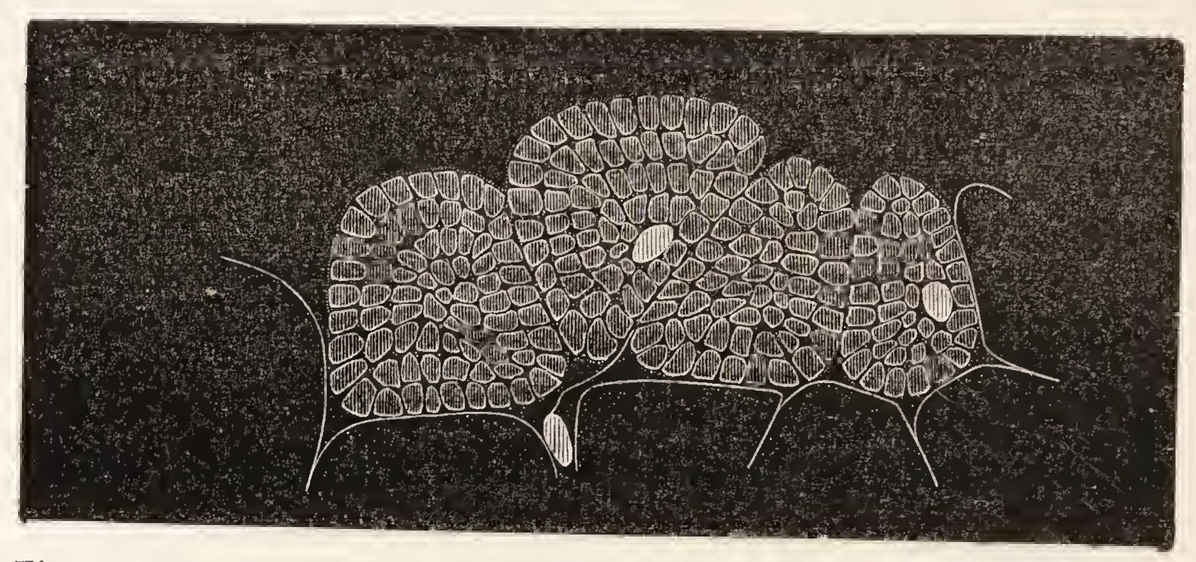


Fig. 63. — Coupe transversale des faisceaux primitifs du cœur montrant la disposition des cylindres primitifs, du protoplasma et des noyaux.

ardiaques soient sectionnées perpendiculairement à leur axe, la coupe optique des faisceaux primitifs se montre sous forme de cercles rendus légèrement polyédriques par pression réciproque. Un certain nombre de ces cercles présente seulement une aire granulée, chaque grain répondant à la section d'un cylindre primitif; on n'y voit point de noyau. Les cercles voisins sont, soit semblables aux premiers, soit munis d'un noyau qui occupe ou leur centre ou une région légèrement latérale. Ceci ne veut point dire qu'il y ait des fibres cardiaques dépourvues de noyau ; mais, comme on peut s'en assurer par l'examen de fibres dissociées, le noyau n'occupe pas toute la longueur de chacun des segments cellulaires, il est

situé ordinairement au milieu de la hauteur de ces derniers. Si la coupe divise une fibre cardiaque soit au-dessus, soit au-dessous de la portion médiane du segment cellulaire intéressé par la section, l'aire de cette dernière ne renferme point la coupe d'un noyau.

Il peut arriver cependant qu'une fibre sectionnée vers son tiers supérieur ou son tiers inférieur montre un noyau dans sa coupe optique ; ceci tient alors à ce que le segment intéressé renfermait non pas un, mais deux noyaux.

Si l'on examine, en effet, des fibres cardiaques dissociées après l'action des acides faibles et la coloration au picro-carminate, on remarque fréquemment la présence de deux noyaux entre deux traits scalariformes successifs, c'est-à-dire dans un même segment. Souvent alors ces noyaux sont très-rapprochés l'un de l'autre et comme tangents entre eux.

Les noyaux musculaires jouissent des propriétés histochimiques communes à la majorité de tous les autres. Ils sont colorés par le carmin neutre ou ammoniacal, les solutions d'hématoxyline, la purpurine, etc.

II. *Etude du protoplasma.*—Le protoplasma musculaire occupe dans chaque segment le pourtour du noyau. Il forme au centre de la fibre un amas en forme de fuseau dont le noyau occupe le centre. Ce fuseau est rempli d'une masse granuleuse que le picro-carminate colore en orangé tandis que le noyau est teint en rouge franc. Ce dernier est véritablement plongé dans la masse protoplasmique, comme on peut s'en convaincre en mettant l'objectif au point, de façon à obtenir l'image nette du noyau; lorsqu'on l'élève ensuite très-légèrement, le noyau paraît couvert d'un voile granuleux qui l'enveloppe.

Dans un segment muni d'un noyau unique le fuseau protoplasmique est unique aussi. Il s'étend au-dessus et au-dessous du noyau en formant un double cône granuleux

qui s'effile par ses extrémités. Ces extrémités effilées suivent l'axe de la fibre et meurent avant d'atteindre le trait scalariforme d'Eberth. Si le segment possède deux noyaux adjacents entre eux, ils sont contenus dans un fuseau protoplasmique unique. S'ils possèdent deux noyaux éloignés l'un de l'autre, chacun de ces derniers est renfermé dans un fuseau particulier et les deux fuseaux sont réunis par une traînée protoplasmique filiforme.

Le contenu du fuseau protoplasmique mérite de nous

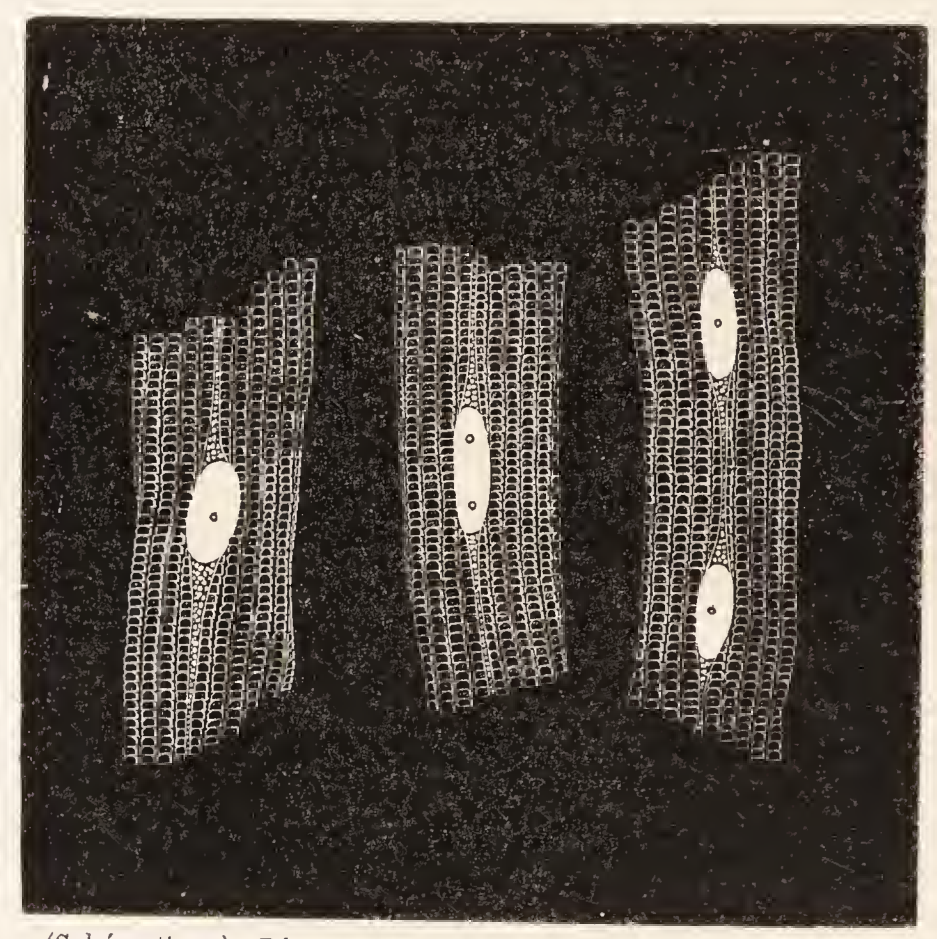


Fig. 64. — (Schématique). Dispositions diverses du noyau et des nucléoles dans les segments musculaires du cœur.

arrêter un instant. Il est constitué par de fines granulations protéiques semées dans quelques cas de granulations graisseuses et plus fréquemment de grains ambrés. Ces derniers constituent le pigment jaune confondu à tort par beaucoup d'anatomo-pathologistes avec les granulations graisseuses vraies. Le pigment jaune paraît n'être autre chose qu'un résidu d'origine hémoglobique. La substance

contractile du cœur est, en effet, chargée plus que toute autre d'hémoglobine musculaire. Ceci revient à dire que le muscle cardiaque est par excellence un muscle rouge. La continuité de l'action du cœur, rythmiquement répétée et soutenue longtemps à intervalles égaux pendant les systoles, exige l'emmagasinement de la subtance respiratoire.

Mais le protoplasma n'est point, dans le segment musculaire cardiaque, limité seulement au fuseau périnucléaire. Il s'étend partout dans les intervalles des éléments constitutifs du faisceau primitif. L'on peut dire que ce proto-

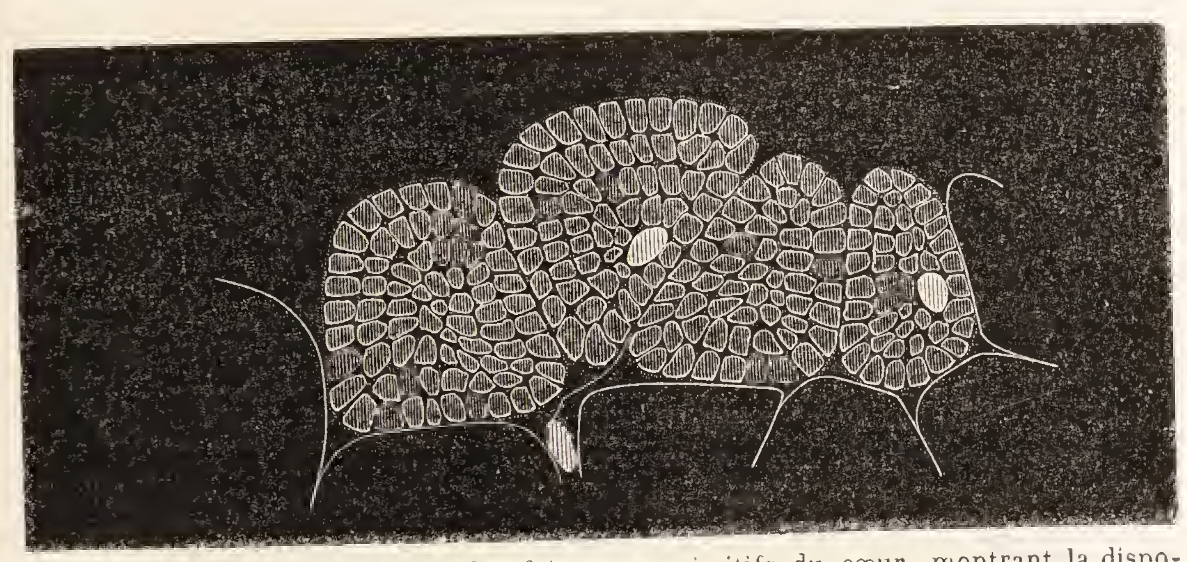


Fig. 65. — Coupe transversale des faisceaux primitifs du cœur, montrant la disposition des cylindres primitifs, du protoplasma et des noyaux.

plasma est continu du centre à la périphérie, interceptant dans la substance contractile une multitude de *septa* ou de cloisons. On s'en convainct par l'examen de coupes opérées perpendiculairement à la direction axiale des fibres cardiaques. Sur des préparations de ce genre faites soit après l'action de la gomme et de l'alcool soit même après simple dessiccation du tissu, l'on voit le protoplasma s'étendre, en partant du fuseau central, entre les cylindres primitifs sectionnés en travers, et combler leurs intervalles.

Ces cylindres primitifs sont séparés les uns des autres par des lignes de substance protoplasmique qui les unis-

sent et les séparent. Ces lignes deviennent de plus en plus larges à mesure que l'on s'approche du fuseau central. A la périphérie du faisceau les mailles sont plus étroites. Tout ce système est relié au protoplasma qui occupe le centre du faisceau; et il est facile de voir, dans les muscles cardiaques des animaux nouveau-nés, dans le cœur de veau par exemple, que la substance contractile est plongée dans un milieu protoplasmique continu qui s'étend jusqu'à la périphérie du faisceau primitif. Cette disposition est exagérée dans les muscles des embryons de mammifères. Les chéloniens adultes ont un cœur qui se comporte de la même façon et qui reste pour ainsi dire indéfiniment embryonnaire. Dans de pareils muscles cardiaques, la substance musculaire est divisée en cylindres primitifs distants les uns des autres et séparés par de larges bandes de protoplasma granuleux.

III. *Etude de la substance musculaire.* — La substance contractile des fibres musculaires cardiaques est striée en long et en travers. P. Langerhans, L. Gerlach, et avec eux la plupart des auteurs récents s'accordent pour reconnaître que le mode de striation est ici semblable à celui que l'on observe dans les muscles striés ordinaires. Mais il importe d'étudier de plus près cette striation. Sur un cochon d'Inde ou un rat, les vaisseaux afférents et efférents du cœur sont liés, l'aorte laissée libre est incisée. Dans cette aorte l'on introduit une canule et l'on pousse dans les cavités cardiaques une quantité de sang défibriné suffisante pour gonfler le cœur. Ce dernier est enlevé après que l'on a retiré la canule et lié l'aorte; ses cavités gauches sont exactement distendues par le sang. Dans ce cœur distendu et dont les fibres musculaires déploient pour ainsi dire leur striation, je pratique, à l'aide d'une seringue de Pravaz, une injection interstitielle d'acide osmique à 1 p. 100. Au bout de quelques minutes, le tissu musculaire du

cœur est fixé dans sa forme, partout où l'acide osmique a pénétré. On peut le dissocier, dans l'eau distillée, sans que les faisceaux contractiles reviennent sur eux-mêmes. La séparation des faisceaux se fait en pareil cas avec une grande régularité. Sur une dissociation bien complète, colorée pendant 24 heures sous la lamelle, à l'aide du picro-carminate d'ammoniaque à 1 p. 0/0, l'on reconnaît que les disques épais sont colorés en rouge, tandis que les disques minces ne sont que peu ou point teints par le réactif. Les détails sus-mentionnés deviennent encore plus nets au bout de quelques heures lorsque l'on monte la préparation dans la glycérine acidifiée par l'acide acétique ou formique à 1 p. 0/0.

Une autre méthode consiste à immerger le cœur, distendu par le sang injecté, dans une solution d'alcool au tiers. Au bout de 24 heures, le myocarde est soumis à la coloration par le picro-carminate après dissociation, puis la préparation est lavée et traitée par l'acide chlorhydrique à 1 p. 0/0 puis conservée dans la glycérine formique au même titre. Au bout de peu de temps les disques minces sont seuls restés visibles ; ils se montrent sous forme de traits transversaux réfringents. Entre deux disques minces successifs, la substance musculaire s'est gonflée et forme des festons séparés par des étranglements équidistants répondant aux disques minces réfringents. Mais c'est surtout dans les préparations traitées par l'hématoxyline que l'on remarque des particularités intéressantes. Des fragments du muscle cardiaque, fixés par l'action de l'alcool au tiers, sont dissociés sur une lame de verre et maintenus en extension par le procédé de la demi-dessiccation. On verse alors à leur surface quelques gouttes d'une solution d'hématoxyline préparée d'après la formule classique. Au bout de quelques minutes, la coloration est effectuée et l'on peut observer, soit après l'action successive de l'alcool, de l'essence de girofle, et du baume du

Canada, soit en examinant la préparation dans la glycérine neutre, les particularités suivantes.

Les fibres musculaires cardiaques forment un réseau rameux d'une grande élégance. Certaines de ces fibres faiblement tendues sont formées de cylindres primitifs juxtaposés et parallèles dessinant une striation longitudinale nette. La striation transversale est compliquée. L'on voit les disques minces se succéder à intervalles équidistants. Ils traversent les bandes claires en leur milieu. Entre deux bandes claires successives on voit les disques épais sous forme d'une large zone violette. Cette zone n'est pas homogène ; elle est constituée par deux bandes, d'égale hauteur, renfermant une bande intermédiaire plus étroite. Cette disposition est beaucoup plus marquée dans les fibres fortement tendues. Dans ces dernières le disque épais est subdivisé en trois bandes parallèles séparées les unes des autres par deux bandes claires intermédiaires comprises dans l'intervalle des trois plans du disque épais. Ce dernier dans son ensemble a la configuration d'un grain, c'est-à-dire que ses deux bords latéraux font saillie de chaque côté de la fibre sous forme de festons saillants en dehors. Inversement, la bande claire est limitée latéralement par un contour légèrement excavé. L'on voit que les faits précédents s'accordent avec l'opinion de Brücke qui soutenait que la substance contractile peut se morceler et se résoudre en disques superposés, séparés par des plans de clivage.

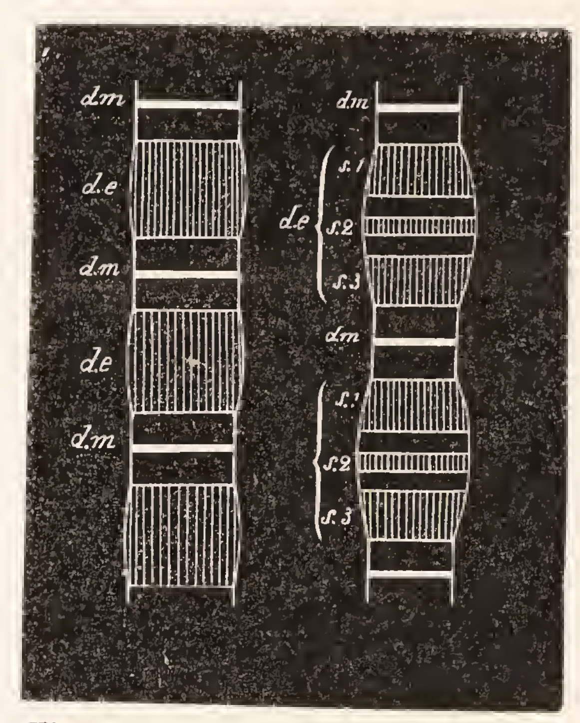


Fig. 66. — Schéma montrant : 1° à gauche du lecteur le faisceau musculaire cardiaque moyennement tendu ; 2° à droite le même faisceau au maximum d'extension.— *de,* Disque épais. *dm.* Disque mince. — *s 1, s 2, s 3.* Segments d'un même disque épais.

Telles sont les particularités que présente dans sa striation, la substance contractile des fibres cardiaques. On voit que cette striation n'est point fondamentalement différente de celle des fibres musculaires ordinaires. Mais ici une dernière question se présente; nous avons vu que les faisceaux primitifs du muscle du cœur sont composés d'éléments soudés entre eux et formant une chaîne continue. Comment se comporte la striation musculaire au niveau de l'union de deux segments adjacents?

Si l'on examine attentivement les fibres cardiaques isolées sur un cœur fixé par l'osmium après l'injection forcée de sang dans ses cavités, on reconnaît que le trait scalariforme unissant deux segments voisins se comporte ainsi : le trait de ciment suit pendant un certain parcours la direction des disques minces, puis il file entre deux cylindres primitifs adjacents pour redevenir horizontal au niveau d'un disque mince situé plus haut ou plus bas. La direction scalariforme du trait de soudure s'explique ainsi tout naturellement. C'est au niveau du disque mince, c'est-à-dire d'une pièce de charpente, que s'effectue l'union intime de cellules musculaires cardiaques.

IV. *Tissu connectif du myocarde.* — Nous devons maintenant étudier le groupement des différents éléments qui, par leur ensemble, constituent le muscle cardiaque ou myocarde. Les faisceaux primitifs répondent à des chaînes cellulaires ramifiées dans toutes les directions. Ces faisceaux enveloppés deux à deux ou trois à trois, par de minces membranes connectives, engendrent par leur réunion les faisceaux secondaires qui, contenus dans une même enveloppe, sont néanmoins ramifiés en réseau. La disposition de ces faisceaux et de leurs membranes se voit plus nettement qu'ailleurs dans la cloison inter-auriculaire ou dans les parois de l'oreillette convenablement disposées. En se réunissant, les membranes précitées interceptent les fentes de

Henle. Ces fentes sont des espaces remplis par la lymphe et tapissées peut-être d'un endothélium particulier.

Le tissu connectif est abondant au sein du myocarde. Sous forme de tractus fibreux il en cloisonne la masse en faisceaux de troisième, quatrième ordre, etc., mais inversement à celui des muscles ordinaires, il ne croît point progressivement en densité à mesure qu'il s'approche de la périphérie. Il ne tend pas à former d'aponévroses communes. Le tissu connectif est, au contraire, constitué dans le cœur par une trame délicate.

Si maintenant nous étudions les vaisseaux du cœur, dont Hyrtl a fait une bonne description, nous nous trouvons en présence de deux cas très-différents : 1° sur une grenouille, si, par l'aorte, et tous les autres vaisseaux du cœur étant préalablement liés, nous poussons une injection de gélatine au bleu de Prusse, le cœur se remplit et se distend. L'aorte est liée, le cœur enlevé dans son entier, est placé dans l'alcool à 90° centésimaux.

Au bout de 24 heures, on peut pratiquer facilement des coupes intéressant le cœur dans sa totalité. La cavité centrale est remplie par l'injection. Sur les parties latérales, les faisceaux musculaires cardiaques se montrent coupés transversalement, longitudinalement, ou obliquement. La masse bleue est répandue partout entre ces sections. Elle s'est poursuivie jusqu'au péricarde viscéral qui la limite en dehors. Ceci revient à dire que le sang, dans un cœur qui en est rempli, baigne de toutes parts les faisceaux musculaires cardiaques. Il n'est séparé de la substance contractile que par l'endothélium de l'endocarde et la mince membrane qui le soutient. Le sang se répand donc dans tous les intervalles des fibres contractiles ; aucun vaisseau sanguin canaliculé n'existe à l'état distinct au milieu d'elles. Le cœur de la grenouille est une véritable éponge sanguine.

2° Chez les mammifères, au contraire, le myocarde ren-

ferme des vaisseaux distincts, artères, capillaires et veines. En outre, des expansions rameuses de la cavité endocardique pénètrent entre les faisceaux musculaires et reçoivent le sang des cavités. C'est la disposition décrite depuis longtemps par les anatomistes, et étudiée plus récemment par Lannelongue. Je passe sur ces détails, que vous trouverez exposés dans tous les livres classiques d'anatomie, mais je dois vous décrire la forme et la disposition du réseau capillaire. Ce réseau est semblable, dans sa disposition générale, à celui des muscles striés ordinaires. Il décrit des mailles allongées parallèles aux faisceaux musculaires primitifs, réunies entre elles par des traits d'anastomose, qui donnent à chaque maille, prise en particulier, l'aspect d'un parallélogramme ou d'un trapèze. L'écartement des mailles est ici moindre que dans les muscles striés de la vie de relation ; les branches vasculaires sont le plus souvent hélicines. Lorsqu'elles traversent les fentes de Henle, ces branches sont accompagnées par des traînées de cellules qui les entourent et s'appuient sur elles, constituant de la sorte un revêtement discontinu, auquel quelques histologistes ont donné le nom impropre de *périthelium d'Eberth*.

Les vaisseaux lymphatiques du myocarde n'existent point, on l'a vu, chez la grenouille. Chez cet animal, le sang joue le rôle de milieu intérieur, comme le fait la lymphe dans les autres régions de l'organisme. Mais, chez les mammifères, il en est tout autrement. Le cœur du mouton, par exemple, peut être considéré comme une éponge lymphatique. Je pique au hasard, à l'aide d'une seringue chargée de bleu de Prusse soluble dans l'eau, le muscle cardiaque sur un point quelconque. Le liquide bleu file dans les intervalles des faisceaux, forme une nappe colorée qui s'étend par sa périphérie ; bientôt elle remplit un lymphatique canaliculé, reconnaissable à son aspect noueux et à ses valvules. Les fentes de Henle sont remplies

par la matière colorante. La pénétration du liquide injecté dans les troncs lymphatiques, montre que ces derniers ont leurs racines dans ces espaces lacunaires. Si l'on rapproche ce fait de l'observation d'Eberth, qui affirme avoir imprégné d'argent la paroi des fentes sus-mentionnées et y avoir vu se dessiner un réseau endothélial, on peut conclure que ces dernières sont les premières voies lymphatiques lacunaires du cœur, et que le tissu connectif de ce dernier n'est qu'une séreuse cloisonnée.

Lorsque l'on réfléchit, l'on arrive facilement à reconnaître que le cœur, le plus actif de tous les muscles à striation complexe et à contraction brusque, voit s'opérer rapidement, dans son intérieur, des oxydations et des réductions fréquemment renouvelées. Ses moments de repos sont courts et leur durée est limitée à celle des diastoles. Pendant ce temps très-bref, sa substance contractile doit se débarrasser avec une rapidité extrême de tous les déchets accumulés pendant la période de sa contraction. Pour recevoir ces déchets, les fentes lymphatiques sont largement ouvertes autour des fibres musculaires qu'elles enveloppent; et les matériaux de la désassimilation s'y précipitent, dans chaque période de repos, comme dans les bouches béantes d'un égout.

VINGT-QUATRIÈME LEÇON

Sommaire. — I. Étude des éléments névro-musculaires des hydres d'eau douce : Procédé pour obtenir une hydre d'eau douce fixée dans sa forme et étalée sans aucune rétraction. — Analyse histologique des tissus de l'hydre ; Ectoderme, entoderme, mésoderme. — Étude des cellules névro-musculaires. — Discussion des expériences de Tremblay. — II. Étude des muscles de la tortue d'Europe : Ils présentent les caractères typiques des muscles rouges. — Importance de cette constatation au point de vue de l'existence même des muscles rouges comme espèce anatomique distincte. — III. Développement des fibres musculaires cardiaques. — État spongieux du cœur dans les premières périodes du développement. — Accroissement des faisceaux musculaires cardiaques constaté par des mensurations directes. — Idée générale de la formation et de la signification morphologique de la substance contractile striée. (*25 avril 1876.*)

Messieurs,

Dans l'une des leçons précédentes, je vous ai donné la description des cellules névro-musculaires qui, chez l'hydre d'eau douce, sont à la fois chargées, d'après Kleinenberg, de la réception des impressions sensitives extérieures, de la génération de l'excitation motrice et de l'exécution du mouvement. Au moment où je vous exposai ces choses, les circonstances et surtout la saison ne me permettaient point de vérifier les assertions de l'auteur que je citais. Actuellement, j'ai pu me procurer des hydres d'eau douce, et je vais vous faire part des recherches que j'ai faites sur ces animaux. Dans ce cristallisoir que je fais circuler, vous pouvez voir quelques hydres attachées aux

filaments des lentilles d'eau qui flottent dans le vase. Ces hydres ont un corps oblong. Leur bouche est entourée d'une couronne de prolongements rétractiles et contractiles ; ce sont les tentacules. Je n'insiste pas, d'ailleurs, sur la morphologie de ces zoophytes bien connus dont vous trouverez la description minutieuse dans les traités spéciaux.

Je prends un tube de verre ouvert à ses deux bouts ; je bouche l'un de ces bouts avec le pouce et je plonge l'autre dans le cristallisoir au sein duquel nagent les hydres. J'approche l'extrémité ouverte du tube de celui des animaux que je veux saisir. Je débouche et je rebouche immédiatement l'extrémité supérieure du tube ; une colonne d'eau entraînant l'hydre l'amène à une certaine hauteur et il suffit de retirer, en l'inclinant légèrement, le tube maintenu bouché pour que l'animal soit capté par cette manœuvre. Je puis maintenant déposer le polype sur une lame de verre, au sein d'une goutte d'eau. Il commence alors par se contracter dans tous les sens, revenant sur lui-même en vertu d'une excitation purement mécanique. Mais, s'il est placé dans une assez grande quantité de liquide, au bout de quelques instants il s'étale de nouveau, s'étend en vertu de mouvements volontaires, et arrive même à un état de développement plus complet qu'au moment où il flottait librement dans le liquide où on l'a pêché. Il est excessivement difficile cependant de conserver une hydre à l'état de déploiement parfait. La moindre excitation mécanique, le contact d'un liquide coagulant tel que l'alcool, la font immédiatement se rétracter. Mais l'on peut tourner la difficulté par un artifice.

Une hydre étant dans un petit flacon rempli d'eau ordinaire, j'attends le moment où elle se développe spontanément ; à cet instant, je laisse tomber sur elle, au moyen d'un tube de verre plongeant dans le flacon qui la contient, une goutte de solution d'acide osmique à 2 p. 0/0. Cette goutte,

sensiblement plus dense que l'eau se répand autour de l'animal, le saisit instantanément, et le fixe dans sa forme avant qu'il n'ait eu le temps d'opérer le moindre mouvement rétractile. L'hydre étant ainsi fixée reste rigide et on peut la colorer. Pour cela elle est plongée pendant vingt-quatre heures dans une solution de picro-carminate d'ammoniaque. Cette longue durée de l'action du réactif est exigée par l'action préalable de l'acide osmique. Vous n'ignorez pas, en effet, Messieurs, que l'imprégnation des tissus par l'osmium rend difficiles ultérieurement les colorations électives. Néanmoins, à la fin de la leçon, vous pourrez voir une hydre d'eau douce fixée dans sa forme et colorée dans son entier. Dans la préparation, la morphologie macroscopique de l'animal est facile à saisir dans son ensemble, mais vous ne pourrez rien juger de sa structure si ce n'est que, compris entre l'ectoderme et l'entoderme, le mésoderme apparaît avec un aspect feutré et une apparence inextricable.

Messieurs, la constitution générale de l'hydre d'eau douce est la suivante: de dehors en dedans, cet animal est formé de trois feuillets superposés : l'ectoderme, le mésoderme et l'entoderme. L'ectoderme est composé par de grandes cellules adjacentes entre elles et disposées sous forme de couche de revêtement. Chacune de ces cellules renferme dans son intérieur des corps urticants sur lesquels je reviendrai tout à l'heure mais qui sont constitués d'une manière générale par des capsules renfermant un filament particulier enroulé en spirale. Au-dessous de l'ectoderme se trouve le mésoderme formé de fibres entrelacées. Plus profondément enfin, et limitant la cavité digestive, on voit l'entoderme composé de cellules disposées à la façon des épithéliums, de dimension plus considérable que les cellules ectodermiques, et terminées, sur leur face libre, par un plateau.

Mais un point important, et sur lequel j'ai déjà insisté,

c'est que Kleinenberg a constaté que l'ectoderme envoie dans le mésoderme une série de prolongements. Chacun de ces prolongements émane d'une cellule ectodermique au corps de laquelle il adhère en se confondant avec lui. L'auteur précité a considéré chaque cellule ectodermique et son prolongement dans le mésoderme comme un élément *névro-musculaire*. Il a supposé, en effet, que la partie ectodermique représentait une cellule nerveuse à propriétés communes, à la fois réceptive, sensitive et excito-motrice. Le prolongement mésodermique représenterait par contre un élément musculaire ou du moins un organe contractile. Le sentiment aurait donc chez les hydres pour origine l'excitation de la portion périphérique de la cellule ectodermique, tandis que le mouvement serait dévolu à sa partie mésodermique ou musculaire.

De cette façon l'ectoderme du polype actuellement considéré serait l'analogue du feuillet externe du blastoderme des embryons de vertébrés. On sait, en effet, que ce feuillet externe donne naissance à la fois au revêtement extérieur de l'animal, disposé en nappe à sa périphérie, et à la portion axiale des centres nerveux, formés par les éléments du feuillet externe séparés par involution au niveau du sillon primitif. Au point de vue de l'anatomie générale, l'hydre d'eau douce représenterait donc l'embryon des vertébrés supérieurs pris aux premières phases de son développement. On sait, en effet, que chez les vertébrés les éléments musculaires sont contenus dans le feuillet moyen du blastoderme et reliés d'une part aux centres nerveux séparés du feuillet externe par involution, d'autre part se prolongeant jusqu'au contact de ces mêmes éléments restés déployés en nappe. La constitution des cellules névro-musculaires de Kleinenberg jette un grand jour sur les connexions du système musculaire avec les deux systèmes ectodermique d'une part (récepteur des impressions) et le système

nerveux central (élaborateur de ces mêmes impressions). Il est, du reste, intéressant de voir que chez un animal dont le type morphologique est réduit à une grande simplicité, les cellules épidermiques ou plutôt ectodermiques agissent à la fois comme des éléments de protection, comme des éléments sensitifs, et comme des agents d'excitation motrice. Chez les êtres plus complétement différenciés, ces diverses qualités, au lieu d'être réunies dans un même élément anatomique, seront dévolues à des éléments spéciaux dont la forme sera adaptée à leurs fonctions.

Mais il faut voir à l'état d'isolement ces éléments névro-musculaires. Pour cela, Kleinenberg a employé des solutions diluées d'acide acétique. Ce réactif ne m'a pas donné de bons résultats. J'ai essayé ensuite un très-grand nombre de procédés ; le seul qui m'ait réussi est l'emploi du sérum faiblement iodé. L'animal, recueilli comme il a été dit précédemment, est plongé dans le flacon qui contient le réactif. Il revient sur lui-même et meurt au bout de peu d'instants. Après dix ou vingt heures de macération, il suffit d'agiter le liquide dans le vase qui le contient pour voir se détacher les trois feuillets superposés de l'hydre. Le mésoderme et l'ectoderme se séparent l'un de l'autre ; l'entoderme reste enroulé et entouré d'une membrane anhiste qui l'enveloppe comme d'un mouchoir. Il est facile alors d'isoler les éléments de l'ectoderme et du mésoderme à l'aide d'une dissociation ménagée pratiquée avec les aiguilles. Quant aux cellules de l'entoderme, si l'on déchire l'enveloppe continue qui les entoure, elles s'isolent avec la plus grande facilité et flottent librement dans le liquide.

Dans les préparations obtenues par dissociation, il est facile de voir les cellules ectodermiques isolées avec les prolongements que leur a décrits Kleinenberg. Les observations de cet auteur sont parfaitement exactes. Examinons une cellule : vue de profil, elle se montre avec des prolongements multiples qui partent de sa base et s'étalent

sous forme d'un pied denticulé dans le plan horizontal. Vue de face et par sa partie profonde, la même cellule présente une série de rayons divergents qui partent d'un seul point d'attache et s'en dégagent de manière à figurer une couronne de tentacules.

Cette courte description suffit, je pense, pour déterminer la forme des cellules névro-musculaires des hydres. Je passe sur la description des cellules urticantes de l'ecto-



Fig.67.—Cellules névro-musculaires de l'hydre d'eau douce.—*a*, cellule névro-musculaire vue de profil. — *b*, une autre vue de trois quarts. — *c*, une autre vue de face.

derme, vous la trouverez dans les ouvrages spéciaux ; je dois vous dire cependant, afin, du moins, que vous les puissiez reconnaître, que les capsules urticantes possèdent un double contour très-net. Dans leur intérieur existe un filament enroulé en spirale qui, sous l'influence d'une excitation extérieure, surgit au dehors et s'échappe, entraînant avec lui sa capsule sans que la cellule ectodermique soit plus détruite par cette expulsion que la cellule glandulaire ne l'est par l'effet de sa sécrétion normale. Si, du reste, je relève ici ces faits, c'est uniquement pour vous

montrer qu'il peut se développer dans l'intérieur d'une cellule des productions extrêmement complexes.

La substance musculaire striée élaborée et déposée au sein de cellules spéciales est un bon exemple d'une pareille édification. Si nous poursuivions l'étude des cellules végétales dans la série, nous verrions s'y former des corps aussi très-complexes, des grains d'amidon par exemple. Il me suffira d'avoir ouvert pour ainsi dire cet ordre d'idées pour vous permettre de concevoir plus facilement la signification morphologique de la substance contractile dont l'étude est l'objet premier et constitue l'intérêt capital de ces leçons.

Lorsque, sous l'influence de la macération, les lambeaux de l'ectoderme et les fibres mésodermiques qui leur sont reliées se sont détachées du reste des enveloppes de l'animal, les cellules de l'entoderme flottent avec la membrane qui les soutient dans le liquide additionnel. Cette membrane ne présente, pour ainsi dire, aucune structure ; elle paraît hyaline même à un grossissement de 400 ou de 600 diamètres. A sa surface, les cellules entodermiques sont disposées en couche de revêtement.

L'hydre d'eau douce est douée de mouvements extrêmement actifs et d'une rétractilité que la moindre action extérieure met en jeu. Les dispositions que nous venons de décrire donnent-elles l'explication des mouvements éprouvés par l'animal ? Le phénomène de la contraction du corps du polype s'explique aisément. Si ses cellules mésodermiques sont contractiles, l'on comprend très-bien comment la rétraction du corps peut avoir lieu. Mais non-seulement l'hydre se rétracte : elle se développe. Comment peut s'opérer cette extension active ?

Tremblay, qui a fait des recherches demeurées classiques sur les hydres d'eau douce, les avait retournées comme un gant. Il pensait que, dans ces conditions, l'animal continuant à vivre, son ectoderme se transformait en entoderme, tandis que l'entoderme exposé prenait des qua-

lités ectodermiques. Ces expériences ne mettent en lumière qu'un seul fait, c'est, que la vie subsiste après un pareil retournement. Il faudrait déterminer exactement les modifications qui surviennent dans l'entoderme d'une hydre retournée, lorsque cet entoderme est exposé au dehors. Il serait nécessaire, en un mot, de faire exactement l'anatomie d'une hydre retournée, et je ne serais point étonné que cette étude ne mît en lumière quelques erreurs commises par Tremblay.

L'élongation active du polype est d'une compréhension difficile, aussi nous n'essayerons pas de l'expliquer. Il est probable qu'il existe ici quelque chose d'analogue aux mouvements d'expansion singuliers du style des vorticelles.

Avant de revenir aux muscles disposés en forme de réservoirs contractiles et constituant des cœurs, je dois également, et pour combler une lacune existant dans les leçons précédentes, vous dire un mot des muscles volontaires de la tortue mauresque. Vous connaissez tous la lenteur des mouvements de cet animal ; cependant vous pourrez pressentir que ces mouvements sont énergiques, car ils doivent déplacer un poids considérable eu égard au volume de l'animal, c'est à savoir le poids de la carapace. Ces muscles doivent donc être doués d'une grande énergie de contraction et cette contraction même se doit soutenir longtemps. M. le professeur Marey a fait une étude sérieuse des mouvements musculaires de la tortue ; il a signalé la longue durée des secousses musculaires et la façon hâtive dont le tétanos se produit à la suite d'excitations relativement peu rapprochées. J'ai été conduit à penser de mon côté, d'après ces données et quelques autres, que les muscles de la tortue peuvent être comparés aux muscles rouges du chat, du rat et du lapin.

J'ai, en effet, constaté que les muscles de la tortue, dont la contraction est enregistrée à l'aide du petit appareil myographique que je vous ai fait connaître, fournissent

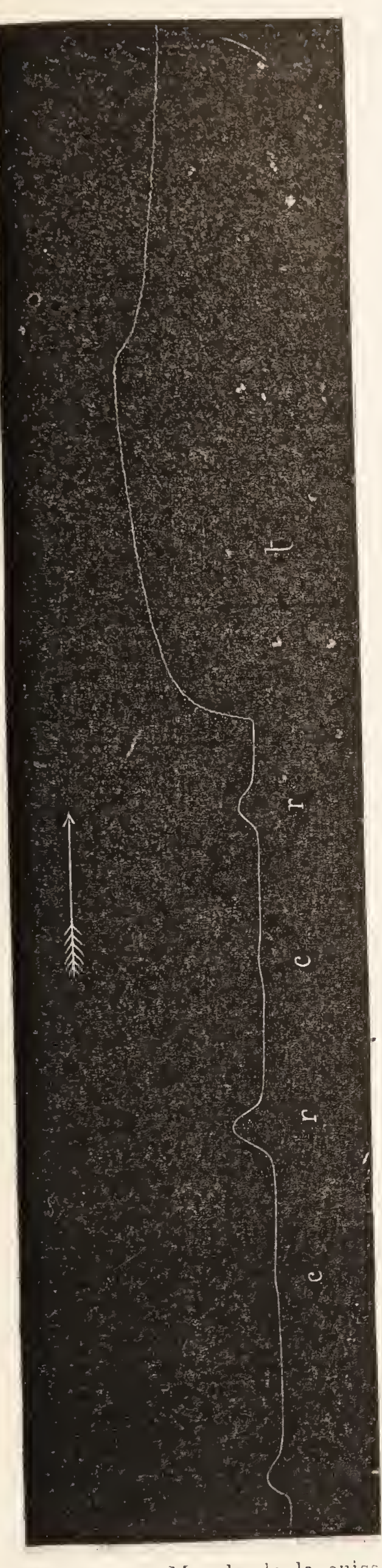


Fig. 68. — Muscle de la cuisse de la tortue mauresque. — *c*, clôture.— *r*, rupture.— *t*, tétanos.

une courbe tout à fait analogue à celle du muscle rouge du lapin. La secousse isolée montre, en effet, une très-petite amplitude si on la compare à l'amplitude du tétanos. Le temps perdu du muscle, c'est-à-dire le temps écoulé entre ledé but de l'excitation et le début de la contraction, est extrêmement prolongé. Ceci revient à dire que, consécutivement à l'excitation, le départ du muscle se fait très-lentement. Les muscles de la tortue étant analogues physiologiquement aux muscles rouges du lapin par exemple, il était naturel de supposer que leur structure était sinon identique du moins analogue à celle de ces derniers. Pour éclaircir cette difficulté, j'ai pratiqué dans une masse musculaire de la tortue une injection interstitielle d'acide osmique à 2 0/0. Le muscle était tendu exactement par action mécanique et, bien qu'il ne fût point tétanisé et fixé dans ce dernier état, j'ai pu constater qu'il possédait une structure tout à fait analogue à celle des muscles striés à contraction lente et soutenue. Les disques minces y sont relativement larges. Les éléments contractiles

eux-mêmes ont, chez les tortues, une dimension plus considérable que chez les grenouilles dont tous les muscles sont à contraction brusque et de brève durée. Cette observation concorde, du reste, avec ce que nous avons établi auparavant, c'est à savoir que, plus la substance contractile est divisée dans sa masse, plus les échanges organiques sont rapides et actifs et plus la contraction est brusque.

L'observation que nous venons de faire sur les muscles de la tortue est absolument contradictoire avec les assertions de M. Meyer et celles de MM. Lavocat et Arloing. Ces auteurs, en effet, pensent que l'état de domesticité influe sur la musculature générale, de telle façon que certains muscles prennent des caractères spéciaux résultant de l'inactivité, devenue physiologique. L'on conçoit facilement que, chez la tortue qui vit absolument en liberté, cette question d'adaptation ne saurait être soulevée. Il résulte simplement de l'exposé que nous venons de faire, que cet animal possède des muscles à la fois forts et capables de contractions soutenues, par ce seul fait qu'il exécute des mouvements lents et énergiques.

Je dois revenir maintenant au développement de la fibre musculaire cardiaque. Ce développement a été surtout étudié, dans quelques termes de la série, par Weissmann et Kölliker. Weissmann appliqua à l'étude du cœur embryonnaire sa méthode de dissociation, c'est-à-dire l'emploi de la potasse en solution dans l'eau à 40 p. 100. Il ne constata du reste que ce fait, c'est à savoir, que le cœur des mammifères est constitué, comme celui des batraciens, par un tissu de cellules soudées entre elles. Kölliker poussa cette étude plus loin; il vit que, chez un embryon humain de deux semaines, le cœur est formé par des cellules allongées, irrégulièrement fusiformes, et munies d'un noyau entouré de granulations. D'après les figures de Kölliker (et non d'après son texte qui est muet à cet égard) les granulations dont nous venons de parler seraient disposées dans chacun des

éléments contractiles en séries linéaires. Il serait difficile du reste de savoir comment Kölliker a obtenu les résultats sus-mentionnés ; il n'a indiqué en effet aucune méthode.

Il est donc nécessaire d'étudier de nouveau la question, et nous prendrons pour objet d'étude le cœur du poulet du troisième au quatrième jour de l'incubation, et celui du têtard de grenouille du huitième au onzième jour après la mise en liberté de l'embryon hors de la masse gélatineuse de l'œuf.

Ces deux cœurs dissociés se résolvent facilement en cellules, après que l'on a fait subir à l'organe, l'action de l'alcool au tiers ou de l'acide chromique dilué à 1 p. 10000. Kölliker signale, au cours de son travail, un autre fait très-intéressant et qui, comme le précédent, est absolument exact. C'est que, chez l'homme, jusqu'au milieu du second mois de la vie intra-utérine, le cœur embryonnaire présente une structure spongieuse. Ceci revient à dire que le cœur ne possède pas une paroi nettement distincte de sa cavité centrale. Les travées musculaires s'entrecroisent alors dans tous les sens à la manière des cloisons d'une éponge. A partir du troisième ou du quatrième mois cet état spongieux se modifie. La paroi devient de plus en plus dense et la cavité se dessine aussi de plus en plus. Mais, cette cavité de moins en moins réticulée, est cependant cloisonnée par des tractus de plus en plus délicats jusqu'au moment de la naissance. Ainsi s'explique l'existence d'une portion réticulée entre la paroi myocardique homogène et la cavité centrale du cœur. Ce fait présente un certain intérêt au point de vue de l'anatomie générale, car il montre qu'à une certaine période du développement, le cœur de l'homme et des mammifères supérieurs affecte la structure caverneuse du cœur des batraciens anoures dont le type existe chez la grenouille et a été précédemment décrit.

Kölliker ajoute, dans son traité d'embryologie que, jusqu'au milieu de la vie intra-utérine chez l'homme, il se

formé par prolifération de nouvelles cellules cardiaques, aux dépens des cellules préexistantes. Ultérieurement (et d'après le même auteur) le développement se ferait simplement par l'extension et l'accroissement dans toutes les dimensions des éléments préexistants du cœur. Cette affirmation est absolument contradictoire avec celle de Léo Gerlach qui affirme que les cellules musculaires du cœur ne subissent point d'accroissement de volume pendant la période intra-utérine. Nous avons cherché M. Malassez et moi, la solution de cette question par des mensurations directes. Voici les résultats de ces mensurations qui portent sur la longueur des segments cellulaires cardiaques :

		Lapin de 8 jours.	Lapin adulte.
Oreillette	Long. moyenne	46 μ.	100 μ.
	Larg.	6 μ.	12 μ.
Ventricule	Long.	26 μ.	70 μ.
	Larg.	12 μ.	40 μ.

Il résulte de ces chiffres que les cellules cardiaques subissent un accroissement réel en se développant. La différence est même considérable chez l'enfant et chez l'adulte. Je pense, en outre, qu'il se produit dans le myocarde des éléments de nouvelle formation. A côté des cellules absolument développées on en trouve, en effet, d'autres plus petites. Ces cellules contiennent plusieurs noyaux. Ceci me porte à croire qu'elles sont encore jeunes, et pour ainsi dire surprises par l'observation dans l'un des stades de leur développement. Cependant la certitude n'est pas complète, et il est prudent de réserver l'interprétation sur ce point d'histogénèse jusqu'à ce que des faits positifs aient été régulièrement observés.

En résumé, nous voyons que les fibres du cœur sont constituées par des éléments musculaires.

La substance contractile de ces éléments se forme dans les cellules ; tous les histologistes sont d'accord à cet égard.

L'on doit en outre admettre qu'au sein d'un élément primitivement indifférent, et par une sorte de sécrétion du protoplasma cellulaire, se construit l'édifice compliqué de la substance striée contractile. Ici donc, comme dans les muscles ordinaires, la substance musculaire naît au sein d'une cellule, se différencie du protoplasma de cette dernière, et forme ultérieurement une partie dont la structure est régulière et qui, bien qu'elle ne soit nullement le résultat d'une transformation *in situ* de la matière protoplasmique, est cloisonnée par les expansions de cette dernière et demeure ultérieurement enveloppée par elle.

VINGT-CINQUIÈME LEÇON

Sommaire. — Étude des cœurs lymphatiques. — I. Cœurs lymphatiques des batraciens. — Indépendance et défaut d'isochronisme de leur contraction et de celle du cœur. — Le curare paralyse les cœurs lymphatiques. — Les cœurs lymphatiques sont dépourvus de chambre péricardique, ils sont creusés dans les tissus ambiants. — II. Analyse histologique des cœurs lymphatiques ; procédés d'étude : injection colorée, injection d'acide osmique, injection de gélatine tiède. — Forme générale du cœur lymphatique. — Les sphincters valvulaires. — Endothélium interne — Existence de faisceaux musculaires ramifiés mais sans brisures; sarcolemme.— Étude de la striation après macération dans l'alcool au tiers. — Identité de cette striation et de celle des muscles striés ordinaires. — Manteau protoplasmique et noyaux multiples des fibres musculaires. — III. Comparaison des cœurs lymphatiques et du cœur sanguin.— Présence de vaisseaux dans le cœur lymphatique de la grenouille tandis que le myocarde du même animal en est privé. — Interprétation du fait par un phénomène d'adaptation. (*27 avril 1876.*)

Messieurs,

Avant de passer à l'étude physiologique du muscle cardiaque, je dois vous parler des cœurs lymphatiques. Ces organes sont, en effet, constitués par des muscles creux, battant rhythmiquement, et interposés sur le trajet de canaux lymphatiques comme le cœur l'est sur celui des canaux sanguins.

Les cœurs lymphatiques ont été découverts à peu près simultanément par Jean Müller et Panizza. Ils existent chez les batraciens, les reptiles, chez quelques poissons et quelques oiseaux. Je ne m'occuperai pas de leur morphologie

comparée et suivie dans la série animale. Je ne dois faire ici, vous le savez, que l'anatomie générale et nullement l'anatomie comparée ; il me suffira donc de prendre en particulier et d'étudier un cœur lymphatique bien développé, l'un de ceux que possèdent les batraciens, par exemple, et d'en établir la structure. Le but de mon étude est, en effet, borné à la connaissance de la constitution générale d'un cœur lymphatique pris pour type, afin de comparer cet organe, dans sa structure et dans ses fonctions, au cœur sanguin des animaux supérieurs dont la connaissance constitue l'objet et l'intérêt principal de nos études.

Les batraciens possèdent quatre cœurs lymphatiques situés à la racine des quatre membres. Les postérieurs se montrent sous la peau de chaque côté du muscle ilio-coccygien, un peu en avant de l'anus. Ces organes sont minimes, et ils seraient restés probablement inconnus s'ils n'étaient point nettement pulsatiles.

Ils possèdent des battements rhythmiques comme nous venons de le dire ; ces battements sont absolument indépendants du cœur sanguin. Ils sont même jusqu'à un certain point indépendants les uns des autres ; les battements des deux cœurs postérieurs chez l'*hyla arborea* sont nettement perceptibles, ne sont nullement isochrones entre eux. De plus, chose importante à signaler, les cœurs lymphatiques battent énergiquement sur une grenouille immobilisée par la ligature des membres. Sur le même animal curarisé et dont le cœur fonctionne normalement, les réservoirs lymphatiques pulsatiles voient leurs mouvements s'arrêter absolument, ainsi que l'a démontré Kölliker.

Ceci constitue une première différence entre le cœur sanguin et les cœurs lymphatiques. Sous l'influence du curare, ces derniers sont frappés d'immobilité, tandis que les fibres cardiaques conservent leurs mouvements rhythmiques presque intacts. Ce premier fait permet donc d'in-

duire que la structure des deux réservoirs musculaires sanguin et lymphatique, n'est point fondamentalement semblable. Si nous poursuivons l'étude anatomique des cœurs lymphatiques des batraciens, nous constatons qu'au lieu d'être plongés comme le cœur sanguin dans une vaste séreuse tapissée par un péricarde, ils sont adhérents par leur paroi au tissu connectif ambiant, au sein duquel ils sont en quelque sorte creusés. Il est même infiniment plus difficile de les séparer du tissu connectif qui les entoure, qu'il n'est malaisé d'isoler les muscles ordinaires de leur tissu cellulaire ambiant.

L'étude d'un pareil organe creusé, pour ainsi dire, dans le tissu conjonctif, et n'en pouvant être séparé qu'avec peine, offre, on le conçoit, des difficultés très-grandes. J'ai longtemps cherché un bon procédé pour le préparer. Pour étudier ses rapports extérieurs et sa forme, j'ai piqué sa cavité avec la canule à extrémité tranchante d'une seringue de Pravaz, et j'y ai injecté du bleu de Prusse rendu soluble dans l'eau par des hydratations successives. J'ai pu constater ainsi, avec les différents auteurs qui m'ont précédé, que le liquide file dans les veines. Ce premier fait démontre pleinement que le cœur est chargé de renvoyer la lymphe qu'il reçoit dans les vaisseaux sanguins proprement dits. Et comme il existe chez les batraciens quatre cœurs lymphatiques, deux situés à la racine des membres antérieurs et deux à la racine des membres postérieurs, il résulte de ce qui précède que, chez ces animaux, il y a quatre points d'abouchement entre le système sanguin et les voies lymphatiques. Chez les mammifères, au contraire, la spécialisation est plus complète, et c'est, sur deux points seulement, que s'opère, au niveau des sous-clavières, l'abouchement du système lymphatique dans le système sanguin.

J'ai pratiqué également dans les cœurs lymphatiques des injections interstitielles d'acide osmique à 1 pour 100. Le

cœur est alors fixé dans sa forme, il est plus facilemen séparé des parties voisines, mais la méthode offre un inconvénient capital. Après l'action de l'osmium, le cœur lymphatique est absolument ratatiné. Il ne peut servir que pour la dissociation de ses éléments musculaires. La meilleure méthode que j'aie trouvée consiste à injecter dans le cœur lymphatique de la gélatine liquide, mais très-peu chaude, et sur le point de se solidifier. Quand cette gélatine pénètre dans le cœur qui se trouve, comme toutes les autres parties du batracien, à la température ambiante, elle ne file pas au loin et se coagule sur place. Il en résulte qu'en amont et en aval du cœur lymphatique, les canaux afférents et efférents sont bouchés par une injection rendue solide, et qu'en poursuivant l'opération, il devient facile de développer et de distendre la cavité du cœur. Si l'on opère avec de la gélatine argentée à 1 p. 300, non-seulement le cœur lymphatique sera développé, mais encore sa paroi sera fixée dans sa forme par l'action de l'argent, et sa couche endothéliale de revêtement se montrera imprégnée.

Après cette opération, le cœur lymphatique, rempli de gélatine coagulée, peut être enlevé au moyen de la pince et des ciseaux ; il est plongé dans l'eau, les parties accessoires sont retranchées, puis une fenêtre est pratiquée à la paroi et la gélatine est enlevée. L'enlèvement de cette dernière peut être facilité par l'immersion préalable dans l'eau chauffée à 36°. Lorsque l'on a employé la gélatine argentée, j'ai déjà dit que les tissus ont été fixés dans leur forme par l'action du nitrate d'argent, ils ne reviennent plus alors sur eux-mêmes, et la cupule, incisée à sa partie supérieure, reste béante et rigide.

Le cœur lymphatique postérieur, ouvert de cette façon, présente la forme d'une fève. Sa cavité n'est pas, comme celle du cœur sanguin, cloisonnée dans tous les sens. Cependant elle est souvent divisée en plusieurs parties par

des valvules extrêmement minces ou plutôt par des sphincters disposés en manière de valvules. Nous verrons, en

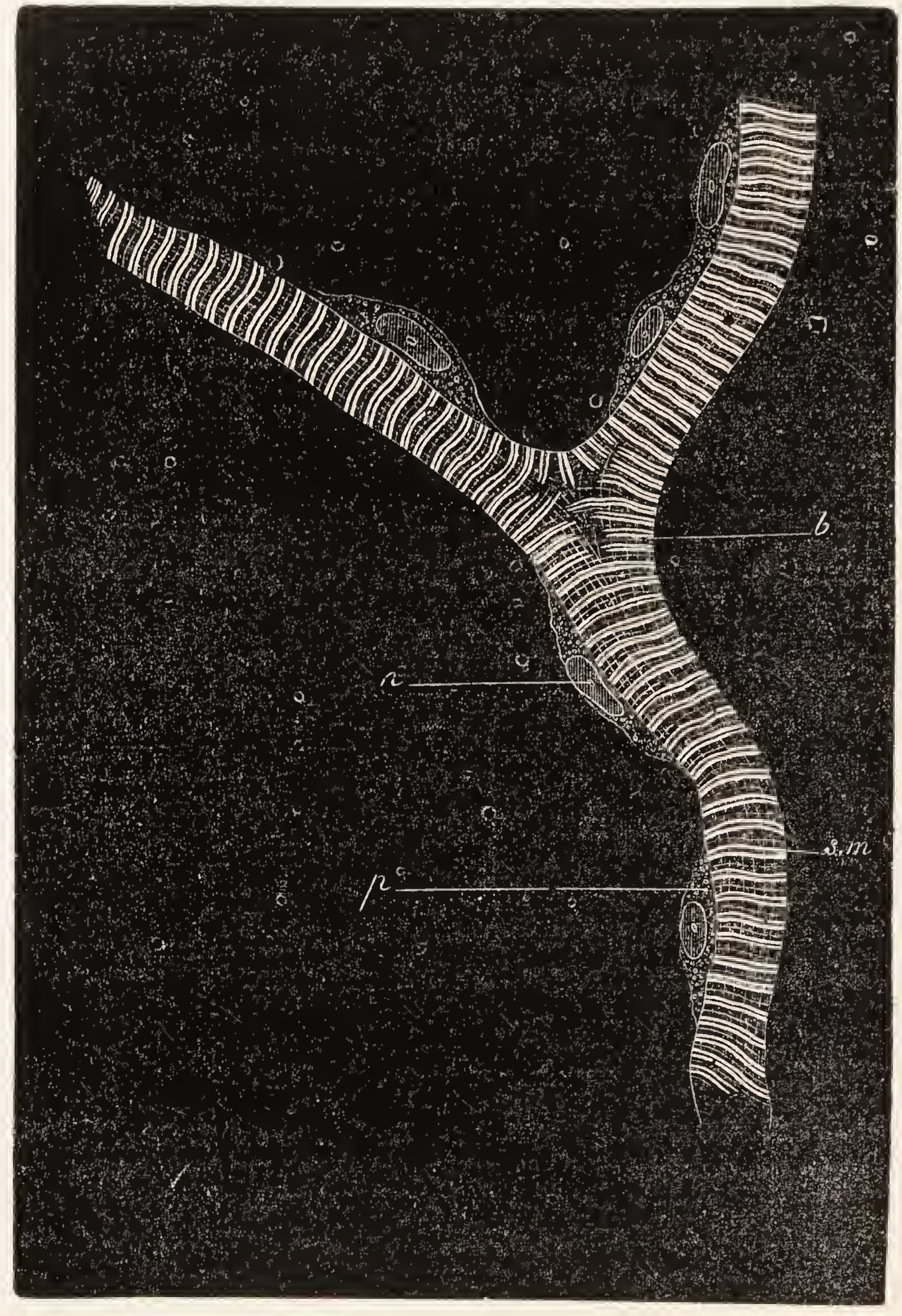


Fig. 69. — Faisceau primitif ramifié d'un cœur lymphatique de l'*Hyla-arborea*, — *n*, noyaux du manteau protoplasmique. — *p*, protoplasma. — *s. m*, substance musculaire. — *b*, point où la fibre musculaire se bifurque.

effet, que ces valvules n'ont aucune analogie avec celles du cœur sanguin.

Nous venons de décrire le cœur lymphatique de la gre-

nouille et d'exposer les principales différences qui le distinguent du cœur sanguin. Nous avons constaté qu'il ne possède point, comme le cœur sanguin de la grenouille, une structure spongieuse et caverneuse. Sa cavité est, au contraire, régulière comme celle du cœur des vertébrés supérieurs. Cette analogie se poursuit du reste jusque dans le détail, puisque la paroi du cœur lymphatique présente sur sa face interne une réticulation élémentaire semblable à celle produite par les colonnes de deuxième et de troisième ordre.

Si nous prenons, en effet, un fragment de cœur lymphatique distendu par une injection de gélatine argentée, nous constatons que sa paroi interne, irrégulièrement soulevée par la saillie des faisceaux musculaires réticulés subjacents, est revêtue d'une membrane séreuse plus ou moins analogue à l'endocarde. Mais l'endothélium de ce revêtement séreux présente une particularité importante, il est formé de cellules irrégulièrement dentelées, semblables à celles qui tapissent chez la grenouille les grandes cavités lymphatiques. Ce fait se pouvait prévoir *a priori*, cependant quelques auteurs l'ont absolument contesté. Leydig, qui, du reste, en a constaté l'existence chez plusieurs espèces animales, n'a pu retrouver le revêtement endothélial chez la grenouille, ceci tient seulement à ce qu'il a employé des méthodes insuffisantes.

Sur un cœur dont la cavité a été développée par une injection de gélatine, pratiquons une petite fenêtre et saisissons le fragment découpé par les ciseaux pour le porter ensuite dans un verre de montre contenant une minime quantité de solution de potasse à 40 p. 100. Recouvrons le tout d'une cloche et, au bout d'une demi heure ou de trois quarts d'heure, soumettons ce fragment à la dissociation. Le résultat de cette dernière présentera des particularités intéressantes. Nous constaterons de prime abord que les éléments musculaires, isolés par les aiguilles, sont

différents de ceux des membres et de ceux du cœur sanguin. La potasse n'a point, en effet, isolé ici de cellules proprement dites. Les faisceaux primitifs sont divisés en fragments produits pour ainsi dire mécaniquement. Nulle part, nous ne trouvons de traces du trait scalariforme, ni de la division des faisceaux musculaires en corps cellulaires disposés en chaînes. La disposition anatomique est donc ici tout à fait différente de celle du cœur sanguin. Les fibres isolées montrent à leur surface des sortes de monticules formés d'une substance granuleuse. Dans ces amas de protoplasma sont disposés, plus ou moins régulièrement, deux, trois ou quatre noyaux volumineux. La structure du cœur lymphatique est donc très-différente de celle du cœur sanguin ; nous avons vu que, dans ce dernier, les noyaux occupent le centre ou l'axe des cellules musculaires et ne sont jamais disposés latéralement. Dans les muscles des membres d'un autre côté, les noyaux occupent les espaces des cylindres primitifs ou sont refoulés au contact du sarcolemme. Les muscles des cœurs lymphatiques n'offrent, on le voit, aucune analogie avec les deux types précédents, puis, qu'ils sont revêtus d'une sorte de manteau protoplasmique renfermant des noyaux. Dans les préparations faites à l'aide de la potasse, il est absolument impossible de distinguer le sarcolemme. La raison de ce fait est toute simple : nous avons constaté, au début de ces leçons, que le sarcolemme est rapidement dissous par l'action de la potasse à 40 p. 100, mais autour des noyaux nous pouvons remarquer ce retrait de la substance protoplasmique que nous avons signalé lorsque nous avons fait l'analyse de l'action de la potasse sur les muscles striés ordinaires.

Pour compléter ces premiers renseignements, j'ai injecté dans le cœur lymphatique, au moyen d'une seringue de Pravaz, une solution d'acide osmique à 2 p. 100. Cette injection ne produisait, on le conçoit, qu'une distension très-légère, le liquide s'échappant dans le système veineux

Mais les éléments se trouvaient, par contre, instantanément fixés dans leur forme. Le cœur était ensuite détaché en masse puis dissocié dans l'eau. Cette dissociation m'a permis d'isoler des éléments qui seront soumis à votre observation à la fin de cette leçon. Sur la préparation qui va vous être montrée, j'ai pu reconnaître autour de chacun des faisceaux primitifs l'existence d'un sarcolemme. Ce sarcolemne se voit d'une façon évidente sur les points où un faisceau musculaire a été brisé dans sa continuité. Il s'étend alors entre les deux tronçons musculaires séparés et offre l'aspect d'une gaîne membraneuse délicate. Vous pourrez également voir le manteau protoplasmique semé de noyaux, qui entoure les faisceaux primitifs. Il forme sur toute la surface de la fibre une couche mince interposée à la substance musculaire striée et au sarcolemme qui l'entoure.

Si l'on fait macérer des fragments d'un cœur lymphatique, enlevé sur l'animal vivant, dans une solution d'alcool au tiers, au bout de vingt-quatre heures la dissociation devient facile et rien n'empêche la coloration au picrocarminate de s'effectuer régulièrement. C'est sur de pareilles préparations qu'il convient d'étudier les détails de la striation musculaire. Cette striation peut être analysée très-facilement sur les faisceaux primitifs que le hasard de la préparation a disposés dans un état de tension exacte. On constate alors que les détails de la substance musculaire des cœurs lymphatiques reproduisent trait pour trait ceux de la substance contractile des muscles ordinaires, il n'y a donc pas lieu d'insister davantage sur ce sujet.

Enlevons maintenant dans sa totalité un cœur lymphatique préalablement gonflé par une injection de gélatine, puis fixé dans sa forme par l'acide osmique en solution à 2 p. 100. Nous pourrons le couper en deux morceaux, enlever la gélatine, puis après l'avoir incisé convenablement pour le rendre plan, comme on fait d'une cornée qu'on veut étaler, l'étendre à plat sur une lame de verre et le

colorer à l'aide du picro-carminate d'ammoniaque. A un faible grossissement la surface interne du cœur lymphatique nous paraîtra, sur la plus grande partie de son étendue, formée par un réseau de fibres musculaires entrelacées. Quelques-unes de ces dernières feront saillie à la surface comme les colonnes charnues dans un cœur sanguin ouvert et étalé. A l'aide d'un fort grossissement nous verrons que les fibres musculaires striées qui forment par leur ensemble la paroi contractile s'entre-croisent dans toutes les directions et se mêlent directement entre elles. Dans les espaces interceptés par leur entre-croisement, au-dessus et au-dessous d'elles, on voit des éléments de tissu connectif, cellules et faisceaux, et de nombreux capillaires sanguins. Ces derniers vaisseaux se reconnaissent facilement grâce aux globules rouges elliptiques dont ils sont remplis et qui les injectent. Sous l'endothélium qui limite intérieurement la cavité du cœur lymphatique et dans le tissu connectif subjacent à la couche de revêtement, l'on voit en outre des cellules pigmentaires plus ou moins nombreuses et un certain nombre de nerfs à myéline colorés en noir par l'action de l'acide osmique.

L'étude de la paroi contractile étalée en surface montre enfin un dernier détail intéressant. Cette paroi est en effet comme fenêtrée par des ouvertures latérales interceptées par des fibres musculaires qui s'écartent les unes des autres et environnent les trous latéraux.

Chaque ouverture est ainsi limitée par un véritable sphincter. Enfin nous voyons le cœur lymphatique muni d'une vascularisation sanguine assez riche, disposition qui paraît en rapport avec sa structure même. Les fibres musculaires striées ne peuvent en effet entrer en action que lorsque les éléments de cette dernière lui sont apportés par le système sanguin.

Si maintenant nous comparons le cœur lymphatique avec le cœur sanguin, nous observons des analogies et des diffé-

rences. Dans les deux sortes de réservoirs les faisceaux musculaires primitifs sont ramifiés et entre-croisés dans tous les sens. Mais tandis que dans le cœur sanguin les éléments musculaires sont formés par des cellules contractiles placées en série dans les cœurs lymphatiques les fibres striées sont simplement entre-croisées, et de plus, construites sur un type tout différent de celles du myocarde. Si chez un même animal, la grenouille par exemple, nous cherchons à rapprocher les réservoirs contractiles du sang et de la lymphe, au point de vue de la vascularisation sanguine, nous les voyons présenter des différences aussi capitales sous ce rapport que celles que l'on observe dans leur constitution morphologique. Les cœurs lymphatiques sont arrosés par le sang qui circule dans l'épaisseur de leur paroi, tandis que le cœur sanguin ne possède point de vaisseaux canaliculés. Quelle est la raison de cette dernière différence? Il s'agit ici peut-être d'un simple phénomène d'adaptation. Le cœur de la grenouille, constitué par des parois minces et sans cesse gorgées de sang, peut se passer sans doute de vaisseaux sanguins canaliculés. Il puise en effet dans le sang ambiant l'oxygène nécessaire à sa contraction. Inversement le cœur lymphatique plongé dans la lymphe qui l'entoure et baigné à l'intérieur par celle qu'il reçoit, se trouve en réalité dans un milieu liquide riche en acide carbonique. Il doit donc emprunter à des vaisseaux sanguins spéciaux l'oxygène nécessaire à sa contraction.

VINGT-SIXIÈME LEÇON

SOMMAIRE. — Etude des propriétés physiologiques des fibres musculaires cardiaques. Exposé des principales idées actuellement admises. Expériences de Bowditsch et d'Engelmann. — Etude expérimentale de l'action des secousses d'induction sur le cœur : Contraction soutenue tétaniforme du cœur, de la tonicité musculaire, part qu'elle prend dans le phénomène. — Rhythme du cœur ; expériences de Weber, de Goltz, de Tarchanoff: La propriété du rhythme appartient au muscle cardiaque,abstraction faite des cellules nerveuses ; la pointe du cœur séparée des ganglions possède la propriété de battre rhythmiquement. Etude générale de l'effet des excitations sur le cœur entier. Développement croissant de la tonicité par l'action des excitations croissantes. — Action des courants sur la pointe séparée : Courbe scalariforme des amplitudes modifications du rhythme. Courbe de la fatigue. Cause probable du rhythme cardiaque.Le rhythme est une propriété générale des muscles portée à un haut degré dans le cœur. Rôle probable des cellules ganglionnaires comme générateurs de l'influx nerveux que le muscle reçoit comme un simple excitant, en se contractant ensuite d'après son mode propre.

Messieurs,

J'arrive aujourd'hui à une question intéressante, mais difficile, celle des propriétés physiologiques du muscle cardiaque. Les recherches sur ce point sont si peu avancées que c'est à peine si l'on peut dire que la question est posée. Ainsi, dans les ouvrages de mon collègue et ami M. Marey, vous trouverez, nettement exprimée,cette idée que le cœur diffère fondamentalement des autres muscles. Tandis qu'en effet, les muscles striés ordinaires se contractent par la fusion d'une série de secousses, phénomène que l'on a l'habitude de nommer le *tétanos musculaire*, le muscle car-

diaque se contracterait par une seule secousse, et ne pourrait jamais arriver au tétanos. Cette différence, généralement admise aujourd'hui, est tout ce qu'on sait couramment sur le muscle cardiaque ; on n'a pas poussé plus loi l'analyse, et l'on n'a pas fait d'expériences pour séparer, dans les mouvements du cœur, ce qui appartient aux nerfs de ce qui appartient au muscle proprement dit.

Je me vois donc obligé, Messieurs, de reprendre tout ce que l'on sait à ce sujet, et de le discuter devant vous. Je vous ai parlé, au début de ces leçons de l'expérience qui consiste à séparer le cœur d'une grenouille en deux parties par une section transversale pratiquée au-dessous du sillon auriculo-ventriculaire. Après la section, l'on constate que, des deux parties séparées de la sorte, l'inférieure ne présente plus de mouvements, tandis que la supérieure continue à battre d'une façon rhythmique.

En touchant avec l'extrémité d'une aiguille cette pointe du cœur immobile, on la voit se contracter. A chaque excitation mécanique, elle répond par une contraction.

Permettez-moi, à propos de ces expériences, d'entrer dans quelques éclaircissements. Vous savez que Weber, en excitant le pneumogastrique, a provoqué l'arrêt des battements du cœur. Cette expérience est capitale en physiologie, car elle a amené la découverte des nerfs d'arrêt ; auparavant on ne connaissait, comme effet de l'excitation d'un nerf, que le mouvement ; ici pour la première fois on a observé l'action inverse, c'est à savoir, un arrêt d'action consécutif à l'application de l'excitant. Vous savez en outre, Messieurs, que Remak a découvert des amas de cellules nerveuses sur le trajet des nerfs cardiaques. C'est l'existence de ces cellules qui a paru expliquer pourquoi le cœur séparé du corps continue à battre ; il emporte avec lui ses cellules nerveuses, son centre excitateur et comme son cerveau pour ainsi dire. Le fait même que je signale prouve bien que l'incitation motrice part de ces cellules

incluses dans le myocarde. Partant, de cette donnée, les expériences indiquées plus haut se comprennent très-facilement.

La partie supérieure du cœur divisé ayant conservé ses cellules, doit naturellement continuer à battre. La pointe, au contraire, ne bat plus parce qu'elle est séparée de ses cellules nerveuses et n'en reçoit plus l'excitation motrice nécessaire. Cette pointe réséquée se contracte, il est vrai, quand on l'excite mécaniquement, mais elle ne le fait que parce que l'excitation mécanique tient alors lieu de l'excitation nerveuse qui lui vient à l'état normal des cellules des oreillettes; abandonnée à elle-même, on sait qu'elle resterait indéfiniment immobile. je dois avant tout, Messieurs, vous donner, sans entrer dans les détails histologiques, la preuve de l'existence des centres ganglionnaires intra-cardiaques. Il est du reste facile de les voir, et vous trouverez disposée à la fin de la leçon sous un de ces microscopes une préparation de la cloison interauriculaire du cœur d'une grenouille. Vous y pourrez observer facilement l'un de ces amas de cellules nerveuses dont je viens de vous entretenir et qui sont la source de l'action nerveuse autochthone qui met le myocarde en mouvement lorsqu'il a été séparé des centres.

J'arrive aux derniers travaux faits sur ce sujet; celui du professeur Bowditsch, de Boston, et celui de M. Engelmann.

Bowditsch a publié en 1872(1) dans le recueil des travaux du laboratoire de Ludwig, à Leipzig, un travail intéressant sur l'irritabilité des fibres musculaires du cœur. Il est parti du principe que la pointe du cœur séparée du reste par une ligature est soustraite à l'action nerveuse. Pour étudier l'influence de l'excitation sur cette pointe, il a construit un appareil assez compliqué que je ne vous décrirai pas dans

---

(1) *Bowditsch*. — Ueber die Reizbarkeit der Muskelfasern des Herzen. — Arbeiten aus dem physiol. Laborat. zu Leipzig, 1872.

ses détails, me contentant de vous en indiquer les points principaux.

Cet appareil se compose essentiellement d'un tube de verre introduit dans le ventricule d'une grenouille et pénétrant jusque dans sa profondeur. Le ventricule y est attaché par une ligature faite à l'union de son tiers supérieur avec ses deux tiers inférieurs. Ce tube est rempli de sérum du sang de lapin. Il communique avec un manomètre à mercure B sur la branche libre duquel se trouve un

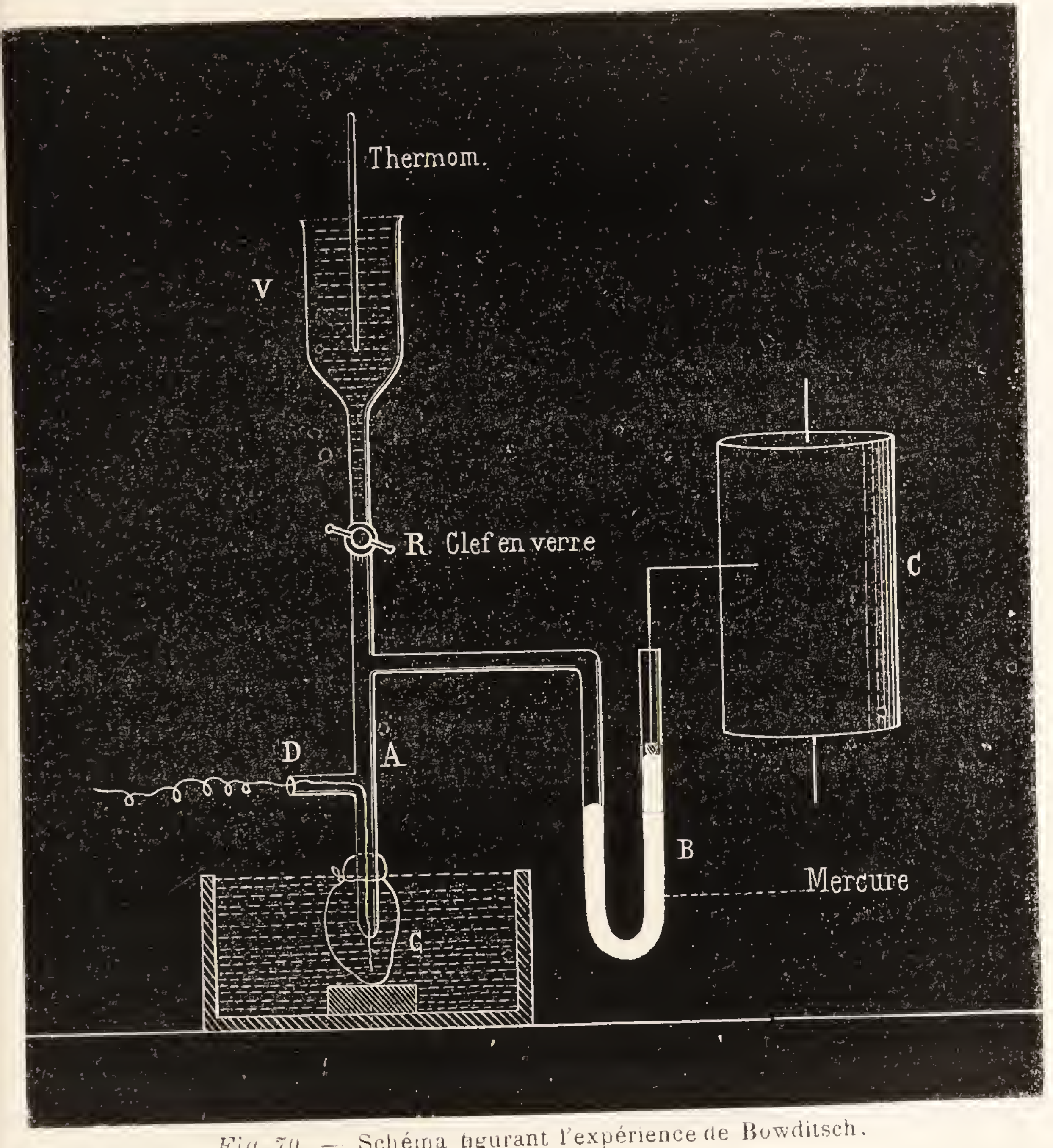


Fig. 70. — Schéma figurant l'expérience de Bowditsch.

flotteur muni d'un index supportant un style qui inscrit les variations de hauteur sur un cylindre vertical C.

Le cœur est plongé dans un petit baquet contenant également du sérum et il y repose sur un petit bloc de métal constituant l'un des électrodes d'une pile ; le fil de l'autre électrode arrive dans le tube A par un embranchement latéral D et pénètre jusque dans l'intérieur du ventricule. Un vase de Mariotte V communiquant avec le tube A sert à y rétablir le niveau chaque fois que sera ouvert le robinet R. (*Fig. 70*).

Les choses étant ainsi disposées, chaque fois que l'on excite le cœur par une secousse électrique, le ventricule se contracte, chasse le liquide qu'il contient dans le tube, déplace le mercure du manomètre et fait inscrire un tracé sur le cylindre enregistreur. Le robinet R est mu automatiquement par le courant ; fermé chaque fois pendant le passage du courant et rouvert ensuite. Dans l'intervalle entre deux secousses, le cœur est donc rempli de nouveau sérum, et le niveau du mercure revient à sa position initiale.

Le cylindre enregistreur n'a pas un mouvement de rotation uniforme, comme dans les expériences de M. Marey. Il est immobile pendant la secousse électrique, de telle façon que celle-ci s'inscrit sous la forme d'une ligne droite verticale ; dans l'intervalle entre deux secousses, il tourne automatiquement d'une faible quantité, de sorte que la secousse suivante vient s'inscrire à côté de la première suivant une seconde ligne verticale. Cette méthode graphique est la méthode de Fick, elle ne révèle, il est vrai, qu'un des caractères de la secousse : l'*amplitude* ; mais elle permet de comparer facilement entre elles, à ce point de vue, un grand nombre de secousses successives. Elle inscrit en résumé sur le cylindre une véritable échelle de cotes.

Bowditsch a excité le cœur avec des courants induits de rupture. Il faisait une excitation toutes les six secondes ; cette excitation s'inscrivait sur le cylindre ; puis, six secondes après, une nouvelle excitation venait se placer à

côté de la précédente sous forme d'une nouvelle ligne verticale.

Il a constaté de la sorte qu'avec des courants faibles ces excitations renouvelées toutes les six secondes tantôt amenaient une contraction, tantôt laissaient le cœur immobile. Ce premier effet est déjà assez curieux. On pourrait croire, d'après ce que l'on sait des muscles ordinaires, que, si le cœur, après avoir répondu à une excitation, ne répond pas à l'excitation suivante de même intensité, c'est parce qu'il est épuisé. Il n'en est rien, car sous l'influence de la troisième excitation, par exemple, le cœur se contracte de nouveau, et ainsi de suite irrégulièrement.

En rapprochant peu à peu la bobine induite de la bobine inductrice, et en augmentant ainsi la force du courant, Bowditsch arrive à un point où chaque secousse de rupture produit infailliblement une contraction. Cette différence lui a servi pour caractériser l'intensité du courant. Il appelle excitation *suffisante* celle qui tantôt amène une contraction, tantôt laisse le cœur immobile, et excitation *infaillible* celle qui est assez intense pour amener chaque fois une contraction.

Les secousses ainsi produites s'inscrivent sur le cylindre à 2 millimètres environ de distance les unes des autres pour former des raies verticales ou *ordonnées* de hauteur d'abord progressivement croissantes, puis égales entre elles.

En excitant le ventricule avec les secousses qu'il appelle infaillibles, Bowditsch a remarqué que la seconde secousse est plus haute que la première, la troisième plus haute que la seconde, et ainsi de suite. De la sorte, les sommets de ces lignes verticales dont les bases partent nécessairement de la même ligne horizontale qui correspond au zéro du manomètre, vont en s'élevant de plus en plus. Pour abréger Bowditsch a appelé la courbe qui traduit ce phénomène, *la courbe en escalier*.

Nous constaterions de la sorte un fait étrange, et qui ferait différer le cœur de tous les autres muscles. Ceux-ci, en effet, au fur et à mesure qu'on les excite par des secousses électriques se fatiguent, et les lignes verticales qui mesureraient l'amplitude de leurs contractions successives seraient de moins en moins élevées; leur ensemble dessinerait par suite *un escalier descendant.* Dans les mêmes conditions, au contraire, la courbe des amplitudes des contractions cardiaques successives dessine un *escalier ascendant.*

Nous ferons bientôt la critique de cette expérience de Bowditsch et nous verrons si le résultat qu'indique son tracé correspond exactement au mode vrai de contraction du ventricule, ou si cette dernière est mal interprétée par l'appareil. Auparavant terminons l'analyse du mémoire qui nous occupe. Je dois en effet vous signaler que Bowditsch a étudié soigneusement l'influence des différents poisons sous la forme de la courbe scalariforme. Il arrive à trouver que, sous l'influence de la delphinine ajoutée au sérum contenu dans le tube et dans le ventricule, ce dernier présenterait des contractions rhythmées. Ce fait est très-singulier. S'il est exact, la pointe du cœur battrait donc par elle-même. Elle devrait en conséquence renfermer des cellules nerveuses, ou bien la contraction pourrait s'effectuer en dehors de ces mêmes cellules. Il y a là un paradoxe véritable que nous devons essayer de contrôler; nous avons tenté de reproduire l'expérience, non avec la delphinine que nous n'avions pas, mais avec la delphine que l'on peut facilement se procurer. Une grenouille a été empoisonnée par cette substance, et la pointe de son ventricule a été séparée. Je dois vous dire, messieurs, que cette pointe est restée absolument immobile.

Un second travail sur ce sujet, et qui a paru tout récemment est celui de M. Engelmann. Au lieu de séparer simplement la pointe du cœur de sa base, il a découpé cette

pointe en petites lanières reliées entre elles par des ponts très-étroits. Il a constaté que la contraction se reproduisait dans le cœur tout entier, bien qu'il fût ainsi découpé. En examinant au microscope les points laissés entre les fragments, Engelmann n'y a pas trouvé de nerfs. Il en a conclu que l'excitation motrice se transmet de cellule musculaire en cellule musculaire et de proche en proche sans l'intermédiaire nécessaire des nerfs.

Comme la pointe du cœur séparée peut battre sous l'influence d'une action mécanique, on pourrait admettre qu'une cellule musculaire, en se contractant, produit dans les cellules voisines une sorte de choc sous l'influence mécanique duquel celle-ci se contracterait à son tour, et ainsi de suite. Mais M. Engelmann, par un calcul très-simple, a montré que ce mode hypothétique de transmissions est tout à fait inadmissible. En effet, le temps perdu du cœur, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre le moment de l'excitation et le début de la contraction est de 8 centièmes de seconde. Ce temps perdu est le même évidemment pour chaque cellule musculaire. Or, comme on sait que chaque cellule musculaire du cœur a environ 2/100 de millimètre de longueur, il faudrait, pour que l'excitation se propageât ainsi de cellule en cellule sur une longueur de 2 centimètres par exemple, une durée de 80 secondes. La contraction se fait, au contraire, comme l'observation le démontre, presque instantanément, Engelmann en conclut que ce n'est pas le choc qui transmet la contraction, mais une action moléculaire spéciale.

Il est assez difficile, Messieurs, d'admettre une action moléculaire qui se transmettrait plus vite que le choc, et je pense que dans cette expérience les nerfs jouent un grand rôle. Engelmann, il est vrai, n'a pas pu en reconnaître, mais cela est loin de prouver qu'il n'en existe pas. Les dernières recherches, en effet, sur les nerfs du cœur, ont démontré qu'il y possédait un réseau très-riche de fibres sans

myéline. Quand nous arriverons aux nerfs du cœur, nous verrons les nombreuses anastomoses du réseau nerveux nous expliquer suffisamment les résultats d'expérience d'Engelmann.

Pour bien expliquer les caractères physiologiques du muscle cardiaque, je dois d'abord revenir sur certains caractères de la contraction musculaire et sur les variations qu'elle présente.

M. Marey a étudié les influences de différents agents sur les caractères de la secousse musculaire : la fatigue, le refroidissement, etc. On sait que sous l'influence de ces deux agents, la durée de la secousse est plus longue et le phénomène de la décontraction se produit aussi plus lentement. Nous ne reviendrons pas sur ces faits. Nous étudierons simplement ici l'influence de l'intensité du courant.

Si nous faisons contracter un muscle par le passage d'un courant d'induction, nous constaterons qu'il a une secousse d'une certaine amplitude et d'une certaine durée. Si nous augmentons progressivement l'intensité du courant en rapprochant la bobine inductrice et la bobine induite nous verrons qu'à partir d'un certain point l'amplitude de la secousse n'augmentera plus ; sa durée, au contraire, se prolongera. Cette augmentation de durée est due surtout à ce que la décontraction s'effectue avec beaucoup plus de lenteur.

A mesure que l'intensité du courant augmente, cette lenteur de la décontraction s'exagère,et,en employant un courant très-fort, nous voyons se produire à la suite d'une seule secousse une sorte de tétanos, c'est-à-dire que le muscle reste contracté et la courbe qu'il trace sur le cylindre demeure très au-dessus de l'abscisse. C'est avec intention, messieurs, que je me sers de cette expression assez peu catégorique, *une sorte de tétanos*. En effet, les physiciens définissent le tétanos « une série de secousses fusionnées entre elles » ; or, ici nous n'avons qu'une seule

secousse, mais elle produit le même effet que plusieurs, elle maintient le muscle en contraction pendant un certain temps. Je vous ferai remarquer en outre que nous n'avons jamais produit cet effet avec les secousses de clôture, mais seulement avec celles de rupture qui sont toujours, comme on sait, de beaucoup les plus actives.

Il faut maintenant discuter cette expérience :

Si l'effet que je viens de décrire se produisait toujours de même, on pourrait croire que la persistance de la contraction est due à des modifications chimiques survenues dans l'intérieur du muscle sous l'influence d'un courant intense, modifications qui ne seraient pas tout-à-fait en rapport avec l'état physiologique.

Mais la courbe n'est pas toujours tout-à-fait celle que nous venons de figurer. Souvent, lorsque la rupture du courant a produit le mouvement ascensionnel de la courbe correspondant à la secousse du muscle, on voit cette courbe au lieu de redescendre vers l'abscisse continuer à monter encore pendant un certain temps et puis seulement alors commencer à descendre. Il y a donc, dans ce cas, une contraction subséquente à celle produite directement par la secousse. Nous avons ainsi dégagé, par cette expérience, un nouvel élément. Outre la contraction de la secousse, nous voyons un raccourcissement plus lent et plus persistant, qui, dans certains cas dépasse l'amplitude de la secousse, dans les autres en étend la durée en retardant la décontraction ; nous appellerons cet élément le *ton* ou la *tonicité musculaire*.

Les agents qui augmentent la tonicité musculaire comme le froid et la fatigue augmentent en effet la durée de la secousse en retardant la décontraction. Il est facile de reconnaître sur soi-même l'augmentation de la tonicité musculaire par le froid et la fatigue; la roideur que l'on sent dans tous les mouvements en est à la fois la conséquence et la preuve. L'état de contraction persistant après une seule

secousse offre encore un autre intérêt, il va servir à nous faire nettement comprendre le phénomène jusqu'à présent peu expliqué de la crampe. La crampe survient en effet le plus souvent pendant ou après la fatigue. Elle consiste en une contraction persistante indépendante de la volonté. D'après les faits que nous venons de voir, nous comprenons très-bien que sous l'influence d'une seule excitation, la tonicité du muscle fatigué soit mise en jeu et que le muscle reste contracté d'une façon persistante. C'est cette contraction soutenue qui se traduit, dans les masses musculaires prises de crampe, à la fois par la roideur et la douleur.

Ces quelques notions sur la tonicité musculaire étaient indispensables pour comprendre les phénomènes qui se passent dans le cœur soumis à l'action des excitants électriques. Revenons maintenant au muscle cardiaque; voici une première expérience :

Chez une grenouille sur le point de mourir, nous avons mis le cœur à nu. Il présentait des battements faibles et rares. Si avec une pince ou une aiguille, on touchait la pointe du ventricule, on voyait s'y produire une contraction. Cette contraction était limitée au point touché et y demeurait persistante. Le point irrité se vidait de sang, et se détachait par sa pâleur sur le fond rouge du ventricule; en même temps il était déprimé au-dessous de la surface. Ce point ainsi irrité était tout à fait l'analogue des plaques que l'excitation électrique produit sur les tuniques musculaires de l'estomac ou de l'intestin.

Au bout de quelques minutes, le point déprimé se relevait peu à peu et se remplissait de nouveau de sang. En touchant alors un autre point, on produisait en cet endroit une nouvelle contraction en tout semblable à la première.

Ce fait est important, car, à lui seul, il prouve que le *muscle cardiaque peut se tétaniser*, c'est-à-dire demeurer en contraction permanente, ce tétanos est, il est vrai,

produit non pas par la fusion des secousses, mais par l'effet de la tonicité musculaire du myocarde.

Comme le phénomène auquel je fais allusion ne se produit pas sur un cœur normal, nous sommes conduits à nous demander maintenant pourquoi il est nécessaire que la grenouille soit sur le point de mourir pour que son cœur puisse se tétaniser sous l'influence des excitations provoquées. Il est probable que la vraie raison est que, dans ces conditions, l'influence du système nerveux est éliminée entièrement ou du moins très-affaiblie. Les physiologistes ont démontré, vous le savez, que les nerfs meurent avant les muscles ; il y a donc un moment où les nerfs sont déjà morts tandis que les muscles vivent encore et se peuvent contracter sous l'influence d'excitations directes. C'est ce moment, celui où le muscle agit seul, qui est aussi seul favorable pour produire le tétanos de tonicité.

Nous verrons bientôt, Messieurs, que la mort des nerfs n'est pas la seule condition dans laquelle puisse se manifester la tonicité du cœur. Mais avant de pousser plus loin les expériences à ce sujet, il faut maintenant aborder une question de haute importance, celle du *rhythme du cœur* et de la cause qui le produit.

Je vous rappellerai en deux mots d'abord les expériences classiques qui ont établi ce que l'on sait aujourd'hui de l'influence des nerfs sur les mouvements cardiaques. Weber a vu d'abord, comme vous le savez tous, qu'en excitant le pneumogastrique on arrête rapidement le cœur. Une autre expérience classique est celle de Goltz ; il a découvert le premier qu'en frappant d'un coup sec le ventre d'une grenouille on arrête brusquement son cœur ; il ajoute dans un autre mémoire (*Centralblatt*, 1863) que dans ces conditions le cœur est immobilisé dans un état intermédiaire à la diastole et à la systole. Vous verrez tout à l'heure pourquoi je relève ce point. Plus récemmnnt, Tarchanoff a mo-

difié l'expérience de Goltz d'une manière intéressante en montrant que, lorsque les intestins de la grenouille sont enflammés, il suffit de les toucher avec le doigt ou de la pointe d'une aiguille pour voir le cœur s'arrêter. Ces expériences ont démontré pleinement que la pneumogastrique est un nerf d'arrêt par rapport au cœur. Schiff. ayant constaté qu'un courant faible appliqué au pneumogastrique n'arrête pas le cœur, tandis qu'un courant fort l'arrête, en a conclu pourtant tout l'inverse; il a affirmé que le nerf pneumogastrique est un nerf excitateur du cœur et que s'il en détermine l'arrêt avec un courant fort, c'est parce que ce courant le paralyse. L'interprétation de Schiff n'est d'ailleurs pas soutenable, car on ne comprendrait pas comment, si le nerf est paralysé, la continuatiou du passage du courant permettrait au cœur de reprendre ses battements. Or c'est ce qu'on observe régulièrement.

Ce n'est donc pas le pneumogastrique qui produit le rhythme du cœur. Du reste, il suffit de constater que, sur un cœur isolé déposé sur une table, les battements rhythmés persistent, pour être convaincu qu'ils ne dépendent ni du pneumogastrique ni du nerf sympathique.

J'ai d'abord cru, avec la plupart des physiologistes, que le rhythme est dû uniquement aux cellules ganglionnaires. Il est vrai que certains auteurs ont soutenu que ce rhythme existait en l'absence de cellules; ainsi Eckert n'a pas rencontré de cellules nerveuses dans le cœur de jeunes embryons dont le cœur bat rhythmiquement.

Chez certains animaux, on n'a pas rencontré non plus dans le cœur de cellules ganglionnaires. Ainsi chez l'escargot Foster n'en a pas constaté l'existence. On devrait donc conclure de ces faits que le rhythme du muscle cardiaque peut se produire indépendamment des cellules nerveuses. Mais il y a une objection que l'on peut toujours faire à ces découvertes que l'on pourrait appeler négatives : des auteurs

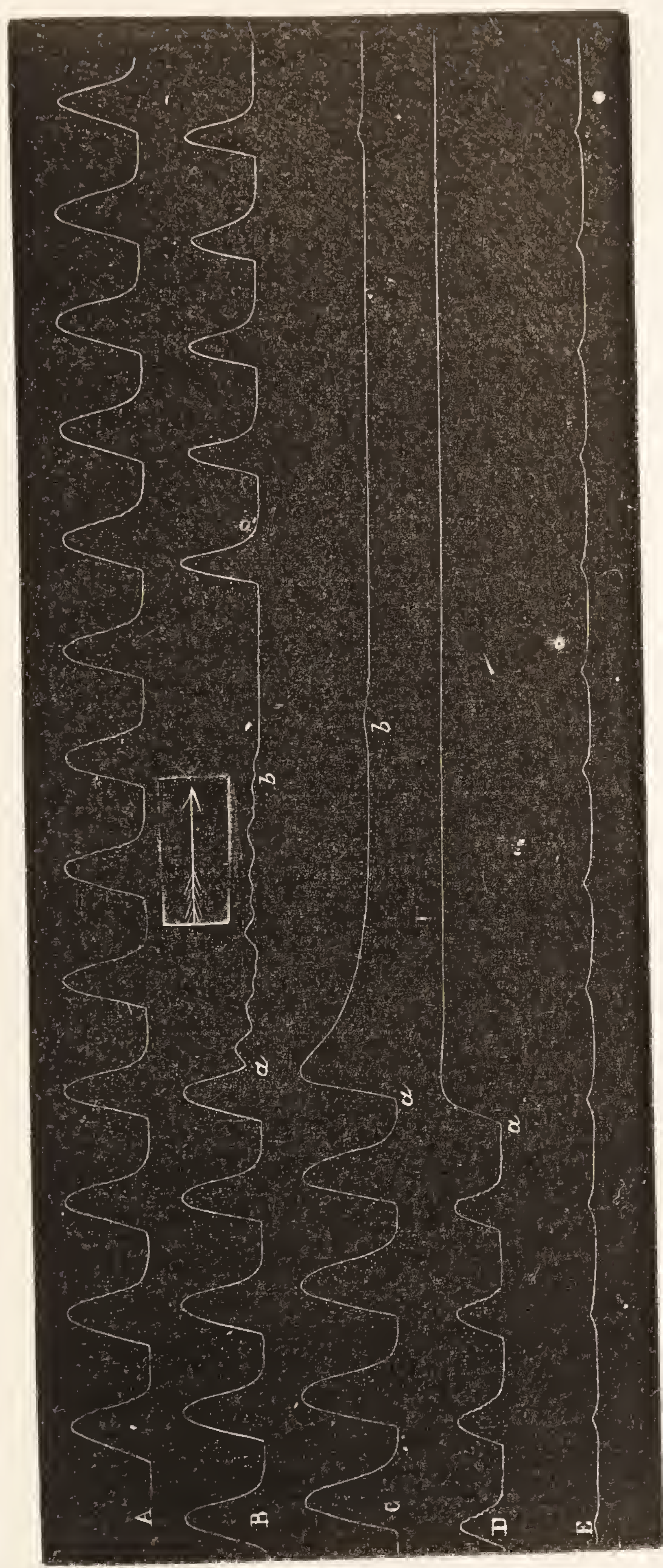


Fig. 71.— Grenouille verte, cœur entier, production du tétanos sous l'influence des courants d'intensité croissante. — A, cœur entier, battant régulièrement. — B, cœur excité en *a* par un courant d'induction faible à secouses fréquentes. — C, excitation analogue en *a* par un courant de force moyenne. — D, excitation analogue en *a* par un courant fort. — E, cœur battant normalement après toutes ces excitations. — *a*, début ; — *b*, fin des excitations.

n'ont peut-être pas bien cherché, ou leurs méthodes d'investigation étaient insuffisantes.

A l'aide d'une série d'expériences, nous avons essayé de faire avancer la question et nous avons fini par pouvoir établir que le rhythme appartient bien réellement au muscle cardiaque lui-même et non aux nerfs qui l'animent. Nous avons en effet produit ce rhythme en faisant agir un courant d'induction sur la pointe du cœur séparée qui, comme on sait, ne contient pas de cellules nerveuses et ne bat pas spontanément. Mais, avant d'expérimenter l'effet de l'électricité sur la pointe du cœur, voyons l'effet qu'elle produit sur un cœur entier.

Il y a déjà longtemps que Panum (de Copenhague) a démontré qu'une secousse d'induction, appliquée au cœur, l'arrête comme si l'on avait excité la pneumogastrique. Vulpian, en reprenant cette expérience sur le chien, a constaté qu'une seule secousse suffit pour arrêter définitivement le cœur.

Reprenons ici l'expérience sur le cœur d'une grenouille séparé de l'organisme. Vous voyez qu'il est arrêté par une seule secousse d'induction. Pour savoir si cet arrêt se fait en diastole ou en systole, il faut maintenant que nous inscrivions la contraction du cœur dont les phases nous serviront de repères. A cet effet, plaçons-le sur ce petit cardiographe où sa contraction soulève une longue paille dont l'extrémité frotte sur le cylindre enregistreur ; il bat, et ses contractions s'inscrivent d'une façon très-nette.

a) Si alors nous excitons le cœur par un courant faible à secousses fréquentes, son mouvement n'est pas arrêté, mais son rhythme est changé et la force de ses pulsations est diminuée. Quand l'excitation a cessé, le cœur fatigué s'arrête. Généralement il est en diastole, mais quelquefois, même dans ces conditions, il reste un peu plus contracté et maintient la plume élevée au-dessus de l'abscisse.

b) Quand le courant est fort, il provoque un arrêt qui

dure un certain temps, puis, bien que l'excitation continue, le cœur reprend spontanément ses battements.



Fig. 72. — Grenouille (cœur entier). — Battements rhythmiques normaux — en *c*, excitation par clôture amenant une secousse de moindre amplitude.

c) Enfin, quand le courant est très-fort et le cœur très-sensible, il y a arrêt du mouvement et contraction tonique croissante sous l'influence de l'excitation. Nous obtenons ainsi le *tétanos du cœur*. Ce tétanos offre une amplitude égale à celle des secousses ou un peu inférieure à cette hauteur; il n'est pas du reste le produit artificiel des altérations chimiques consécutives à l'action des deux pôles et qui détruiraient le tissu musculaire du cœur, car ce dernier, après quelque temps de repos, reprend ses battements ordinaires.

On n'est pas assuré de produire à volonté les deux premiers phénomènes décrits en (*a*) et en (*b*), mais on peut sûrement amener le troisième décrit en (*c*), la contraction tonique, en employant un courant d'une intensité suffisante.

C'est ici le lieu de vous faire remarquer, dans ces expériences, une propriété bien singulière du muscle cardiaque. Il supporte sans inconvénient des courants tels que tout autre muscle mis à sa place en serait tué sur le champ. Nous avons employé notamment pour l'exciter une bobine d'induction qui donnait des étincelles d'un demi-centimètre de longueur. Nous avons arrêté le cœur en contraction tonique, mais après cela il a repris ses battements. C'est le seul muscle que nous connaissions qui soit capable d'une telle résistance. C'est à la fois le plus actif et le plus robuste de tous.

Nous allons étudier maintenant, Messieurs, les effets de l'excitation sur la pointe du cœur séparée du reste du myo-

carde au-dessous du sillon auriculo-ventriculaire. Dès que cette pointe est isolée du reste du cœur, soit par section, soit par ligature, elle cesse de battre comme on sait ; et, dans ces conditions, chaque fois qu'on l'irrite mécaniquement, elle se contracte. Une secousse électrique la fait se contracter absolument comme l'action de la pince ou d'une aiguille.

Pour bien étudier les contractions de la pointe, au lieu de les enregistrer sur un cylindre tournant d'un mouvement uniforme, nous avons, ici encore, employé la méthode de Fick qui consiste à faire tracer la contraction sur le cylindre immobile, et à le faire ensuite tourner d'une petite quantité pour enregistrer la contraction subséqueute à côté de la première, Il nous a suffi pour cela d'adapter au régulateur de Foucault une manivelle que l'on tournait d'un tour à chaque nouvelle contraction, et qui déplatçait le cylindre de 7/9 de millimètre. De cette façon, la contraction soulevant la plume, dessine sur le cylindre immobile une ligne verticale au lieu d'une courbe continue ; on n'obtient ainsi, nous l'avons déjà vu, qu'une échelle de cote des amplitudes de la contraction. Pour comparer ces amplitudes, la méthode est du reste supérieure à toute autre.

Appliquons d'abord ce dispositif d'expérience à l'étude de la contraction d'un gastro-cnémien de grenouille; vous voyez que ce muscle excité successivement par des secousses d'intensité égale, trace sur le cylindre des lignes parallèles de moins en moins hautes, parce qu'il se fatigue de plus en plus et que l'amplitude de sa contraction diminue. En réunissant les extrémités supérieures de ces lignes, on aura ce que Kronecker appelle la *ligne de fatigue*.

Avant d'aller plus loin, il nous reste à faire la critique des appareils que nous allons employer, pour bien nous rendre compte de ce que nous pouvons en attendre.

Notre levier, se mouvant autour d'un axe, tracera sur

le cylindre un arc de cercle au lieu d'une ligne droite, mais comme le rayon de cet arc est très-considérable, l'élément de courbe est peu différent d'une droite si le levier est assez long.

Le levier est en paille; il a l'avantage ainsi d'être parfaitement rigide, ce qui fait qu'il n'oscille pas, et d'être très-léger, ce qui fait qu'il ne fatigue pas le muscle par l'action même de son poids, qui est négligeable.

Quant à notre appareil d'excitation, il laisse à désirer. Nous nous servons d'une pile au bichromate de potasse qui ne donne pas un courant constant. Mais nous avons fait des expériences toujours comparatives, et il faut ajouter que la différence de sensibilité entre les diverses grenouilles mises en expérience donne lieu à des différences beaucoup plus grandes que ne pourraient être celles dues aux variations de la pile.

Nous avons, en outre l'avantage, avec notre myographe, de pouvoir agir avec une très-grande rapidité, ce qui est absolument indispensable pour les animaux à sang chaud. Nous avons, par exemple, obtenu avec ces procédés, très-vite et très-facilement, une série de tracés des muscles rouges et des muscles blancs que l'on peut comparer entre eux et au cœur.

Nous avons fait, d'ailleurs, avec le même dispositif, des expériences comparatives sur les muscles les plus divers et toujours avec avantage. Nous avons analysé les muscles blancs et les muscles rouges du lapin, les muscles, la langue de la grenouille, seul des muscles de cet animal qui présente quelques-uns des caractères des muscles rouges, enfin le cœur.

Les conditions ont été pareilles dans toutes nos expériences, les résultats obtenus peuvent donc être regardés comme comparables.

Sur le gastro-cnémien de la grenouille, excité avec un courant fort, à des intervalles de six secondes, nous obte-

nons des secousses d'amplitude égale, et la plume retombe

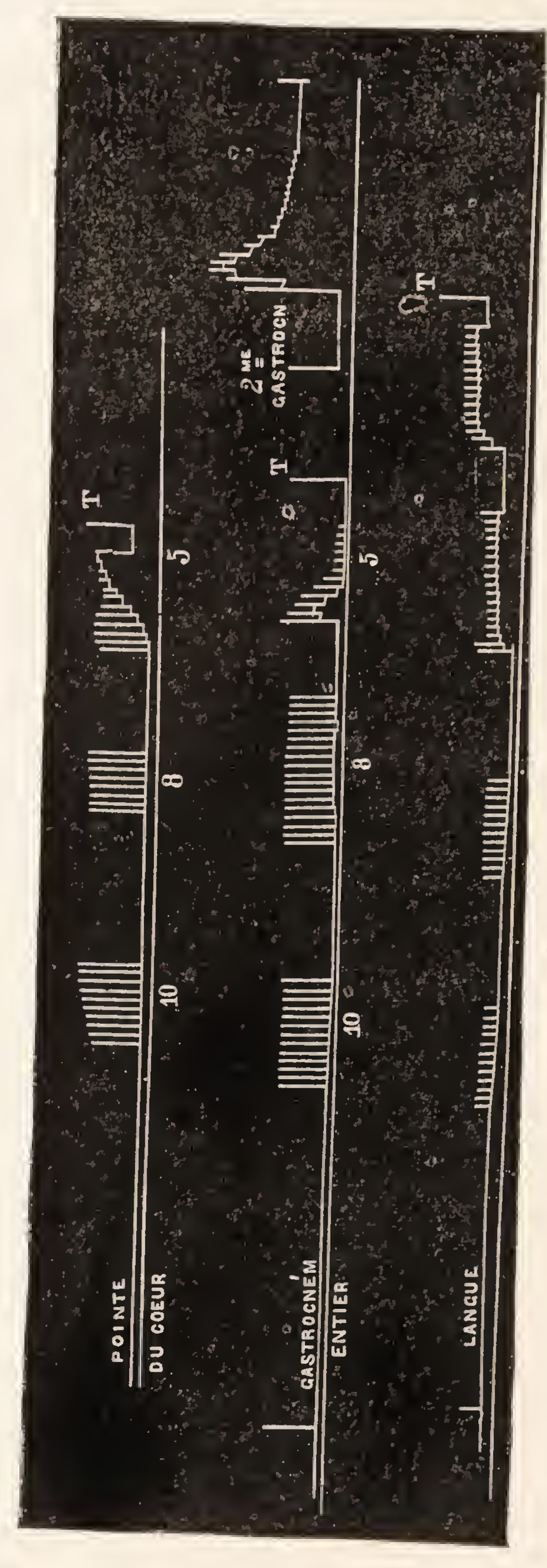


Fig. 73. — Grenouille rousse — A, pointe du cœur séparée ; — B, muscle gastrocnémien ; — C, langue, excités par des courants graduellement croissants avec des secousses toutes les six secondes. — En T, excitation par des interruptions très-fréquentes (tétanos).

chaque fois sur l'abscisse. Si nous rapprochons les bobines, nous obtenons des secousses un peu plus hautes, et dans

l'intervalle des premières secousses la plume ne redescend pas sur l'abscisse ; aux secousses suivantes, elle y retombe, de telle façon que la base des lignes des secousses enveloppe une aire curviligne de papier noir placée au-dessus de l'abscisse. Si nous augmentons encore la force du courant, nous obtenons une secousse encore plus haute; la plume ne redescend pas sur l'abscisse avant la seconde secousse, et est portée de la hauteur où elle se trouve à une hauteur beaucoup plus grande d'où elle redescend aussi lentement, de sorte que la troisième secousse la porte encore plus haut. Ces premières secousses s'ajoutent ainsi à peu près ; pour les secousses subséquentes, elles produisent une contraction moins considérable, mais également persistante, de sorte que la plume continue à monter au-dessus de l'abscisse et que l'on obtient le tracé représenté par la figure 73.

Si nous étudions, dans ces mêmes conditions, la langue de la grenouille, nous constaterons qu'excitée avec les courants faibles et moyens, elle présente à peu près les mêmes phénomènes que les autres muscles. Mais si nous l'excitons avec un courant un peu plus fort, dès la première secousse, la plume ne retombe pas sur l'abscisse, elle demeure pendant les six secondes à un niveau supérieur, les secousses subséquentes donnent le même résultat; de sorte que dans notre tracé, la plume décrit une série de lignes verticales qui partent non de l'abscisse, mais d'une ligne parallèle et située au-dessus. Ce tracé indique que, dès la première secousse, le muscle, après la contraction indiquée par la ligne verticale, ne s'est décontracté qu'en partie, qu'il a gardé une contraction tonique, un *ton*, si vous voulez l'appeler ainsi, ton qui persiste pendant toute la durée de l'expérience.

Prenons maintenant le muscle cardiaque, c'est-à-dire la pointe du cœur détachée, et excitons-la avec des secousses d'un courant interrompu faible à des intervalles de six se-

condes. Nous constaterons la production de l'échelle de Bowditsch, c'est-à-dire que nous verrons les 4 ou 5 premières secousses avoir une amplitude de plus en plus grande, de manière que la ligne de leurs sommets dessine une sorte d'escalier.

Je vous rappellerai ici, Messieurs, que Bowditsch dans son travail avait signalé deux phénomènes intéressants : 1° celui de la courbe disposée en escalier; 2° le fait qu'une excitation suffisante pour faire contracter la pointe du cœur ne la fait pas contracter chaque fois; qu'elle n'est pas, comme il dit, infaillible. A la même excitation, faite aux mêmes intervalles, tantôt le cœur répond, tantôt il ne répond pas.

L'échelle ascendante de la courbe en escalier a été expliquée par Bowditsch de la façon suivante : La première contraction du cœur doit vaincre une série de résistances pour ainsi dire initiales, qui, une fois surmontées, ne se reproduisent pas avec la même intensité. Et elle facilite les suivantes de la même manière qu'un frottement en polissant les surfaces rend les mouvements subséquents plus doux et plus aisés.

Quant au second phénomène, Bowditsch n'essaie pas même de l'expliquer. Cependant on peut en tirer quelques conclusions fort intéressantes. C'est là que je trouve, je crois, le secret du rhythme même du cœur. En effet, si la fatigue étant éliminée, le cœur ne se contracte pas toutes les fois à la même excitation, si cela dépend du temps où on le prend, il faut, toutes les conditions étant les mêmes qu'il y ait dans le cœur quelque chose qui, à un moment, donné permette, à un autre moment empêche la contraction de se produire, Ce quelque chose, c'est la disposition de la fibre musculaire au mouvement rhythmé.

Je n'entends pas reprocher à Bowditsch de n'avoir pas trouvé cette explication. Moi-même je n'aurais pas compris la signification de ce phénomène, si d'autres expériences

ne m'avaient instruit sur ce point particulier. Je dois même vous dire que j'ai fait après coup, pour ainsi dire, les raisonnements qui précèdent. Je les ai faits en effet seulement après avoir constaté que la pointe du cœur sectionnée, dépourvue de tout appareil ganglionnaire, possède en elle-même la propriété du mouvement rhythmique. Et comme j'ai fait ces expériences sur des cœurs d'animaux très-dissemblables, à savoir le lapin et la grenouille, je les considère comme s'appliquant, dans leurs résultats, à la pointe du cœur de tous les vertébrés.

Mais continuons l'étude de la contraction de la pointe du cœur.

Si nous rapprochons un peu les bobines pour augmenter l'intensité du courant, nous obtiendrons des secousses égales à peu près, et la plume restera un peu au-dessus de l'abscisse.

Avec un courant plus fort, les secousses prennent aussi une amplitude et une durée plus grandes. La plume ne redescend plus sur l'abscisse. A la seconde secousse, il se produit encore une contraction, puis la plume redescend un peu, mais se maintient plus haut qu'après la première secousse. A chaque secousse subséquente, la contraction proprement dite, traduite par l'élévation de la plume au-dessus du point où elle est prise, devient plus petite, mais le style redescendant peu, les bases des lignes de contraction forment un escalier ascendant tout autre que celui de Bowditsch.

Le cœur se maintient donc en contraction persistante par une série d'excitations égales produites à des intervalles de six secondes.

En rapprochant les uns des autres les faits que nous venons d'observer sur les différents muscles de la grenouille nous pourrons en dégager ceci : Outre la secousse proprement dite et qui suit immédiatement l'excitation, le muscle possède un état de contraction plus persistant, plus lent à

disparaître, qui se traduit sur nos divers tracés par le maintien de la plume au-dessus de l'abscisse, dans les intervalles de six secondes qui séparent les excitations. Cette contraction persistante, dont les caractères sont différents de ceux de la secousse, nous lui donnerons le nom de *contraction tonique*, et nous appellerons *tonicité* ou *ton* la propriété que possède le muscle de maintenir une certaine contraction d'une façon persistante.

Jetons maintenant un coup d'œil sur les tracés que nous ont donnés les différents muscles de la grenouille. Nous voyons que le muscle ordinaire n'a que très-peu de tonicité ; il n'y a qu'une petite hauteur de contraction qui persiste encore et pendant peu de temps.

La langue a une tonicité plus considérable et constante. Le cœur a une tonicité croissante, puisqu'à chaque secousse, il se maintient à un degré tonique de contraction plus élevé qu'après la secousse précédente.

Nous avons repris l'étude des muscles blancs et des muscles rouges du lapin avec le procédé graphique que nous venons de décrire, et nous avons obtenu pour le muscle blanc un tracé de secousses égales ou décroissantes, avec une élévation insignifiante de la base des lignes verticales, au-dessus de la ligne des abscisses ; c'est-à-dire que le muscle blanc nous montre une grande contractilité, mais presque pas de tonicité.

Le muscle rouge, au contraire, nous a donné un tracé tout à fait différent. Dès la première secousse, la plume ne redescend pas sur l'abscisse et toutes les secousses subséquentes la portent plus haut. Le tracé obtenu nous indique, comme nous devions le supposer, que le muscle rouge a une tonicité considérable et en quelque sorte dominante.

J'ai aussi répété les mêmes expériences sur le cœur du lapin. Je vous ferai remarquer qu'il faut toujours choisir un animal jeune ; chez les lapins adultes, le cœur est en effet beaucoup moins excitable. J'ai enlevé d'un coup de ciseaux

la pointe du cœur et l'ai placée sous le cardiographe; l'excitation a été d'abord produite par les interruptions d'un courant d'induction faible. Dans ces conditions l'on voit, comme chez la grenouille, que certaines excitations déterminent la secousse, tandis que d'autres de même intensité ne la produisent pas. Nous avons donc ici une intensité de courant que Bowditsch aurait appelée suffisante et non infaillible. En rapprochant les bobines, nous arrivons à un point où l'excitation est infaillible, où chaque excitation détermine une secousse. Avec cette intensité de courant, le tracé de la série des secousses nous donne l'échelle de Bowditsch, c'est-à-dire des secousses d'une amplitude croissante, leur base partant toujours de l'abscisse.

Si nous augmentons la force du courant (en plaçant la bobine mobile sur le n° 8 de l'échelle de notre chariot), nous verrons la plume demeurer un peu au-dessus de l'abscisse, c'est-à-dire qu'il y a une légère tonicité conservée.

En employant un courant d'une intensité encore plus grande, nous verrons à chaque excitation la plume demeurer un peu plus haut au-dessus de l'abscisse, tandis que la hauteur des secousses proprement dites diminue progressivement, Il y a donc ici une tonicité croissante, à mesure que l'amplitude des contractions diminue par la fatigue.

Tous ces résultats sont trop constants pour que nous puissions les attribuer à des imperfections de nos appareils. Les causes d'erreurs les plus importantes sont évitées d'ailleurs, comme nous l'avons dit déjà, dans notre manière de procéder.

Remarquons ici en passant que le muscle cardiaque présente une résistance considérable et se fatigue très-lentement. Un courant très-fort même n'arrive pas à le tuer; après quelque repos, il reprend pour ainsi dire une contractilité nouvelle.

Maintenant que nous avons établi la manière dont le

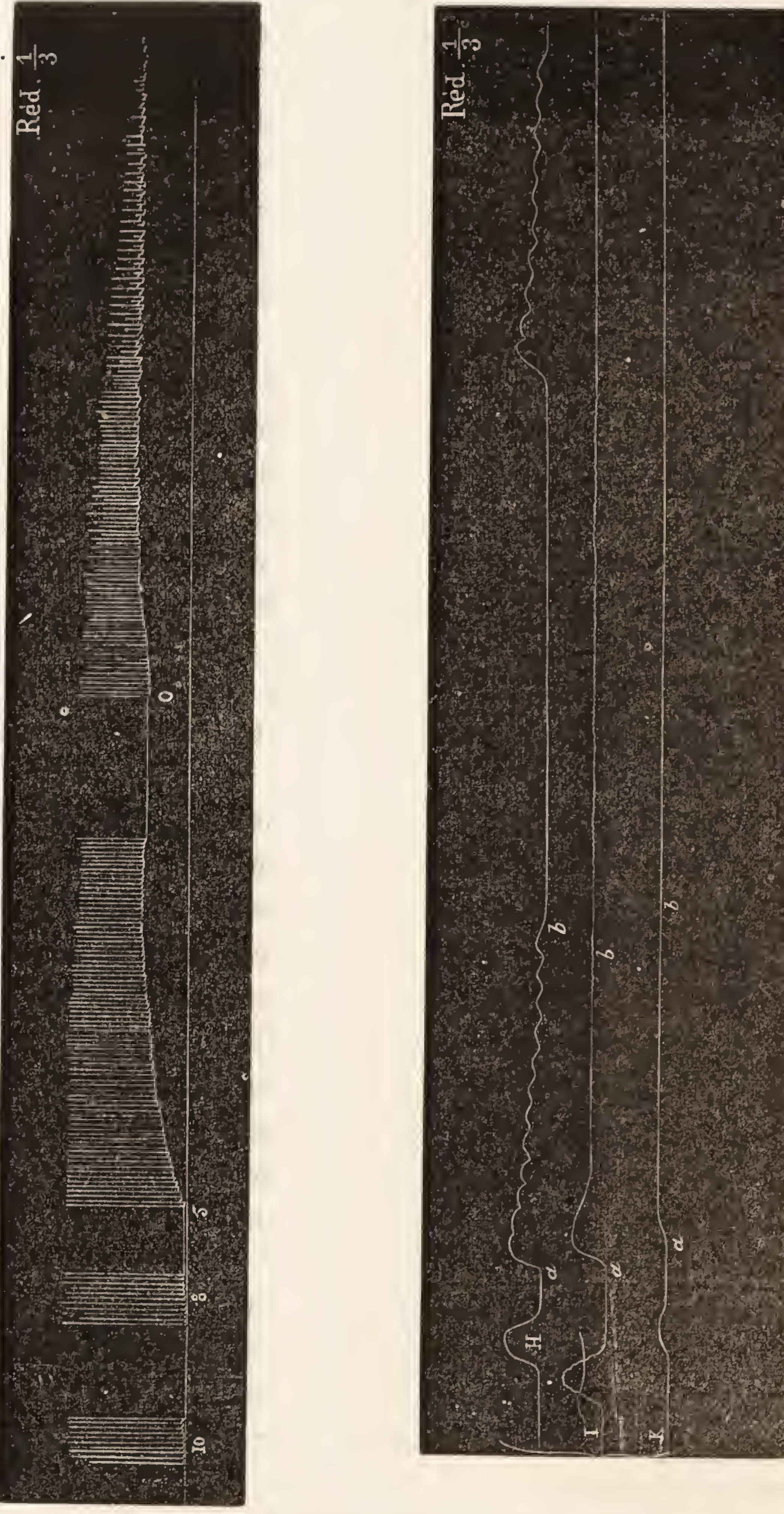


Fig. 74 et 75.— Pointe du cœur de la grenouille verte isolée par la ligature et remplie de sang. — H, excitation par un courant faible. — I, par un courant d'intensité moyenne; K, par un courant fort. — En avant de *a*, l'excitation est produite par une seule secousse; — à partir de *a* par une série de secousses fréquentes; — *b*, fin des secousses.

muscle cardiaque réagit à des secousses d'induction isolées et que nous avons aussi dégagé de l'étude de sa contraction la distinction de la tonicité et de la contractilité, nous pouvons reprendre les deux questions que nous avons laissées en suspens, celle du tétanos et celle du rhythme du cœur.

Le courant interrompu à secousses fréquentes qui, dans les muscles ordinaires, provoque le tétanos, va-t-il produire sur le muscle cardiaque un tétanos analogue, ou produira-t-il, comme le soutient Marey, par exemple, une secousse simple ?

Faisons agir sur la pointe du cœur de la grenouille un courant d'induction faible, nous verrons se produire une succession de petites secousses. Si nous augmentons l'intensité du courant, il se produit une secousse, mais après celle-ci, la plume, au lieu de retomber sur l'abscisse, reste à une certaine hauteur, et à la fin des excitations, il se produit une nouvelle secousse. Enfin, si nous employons un courant très-fort, nous obtenons un tétanos complet, comme dans le muscle ordinaire. La plume, comme vous la voyez dans le tracé, s'élève au-dessus de l'abscisse à une certaine hauteur à laquelle elle se maintient.

Cette expérience suffit à démontrer que le muscle cardiaque peut être tétanisé, c'est-à-dire maintenu en contraction persistante.

Reprenons la même expérience chez le lapin. Le cœur étant enlevé de l'animal, nous en séparons la pointe au-dessous du sillon auriculo-ventriculaire, et nous l'excitons sous le cardiographe avec un courant d'induction fort à interruptions très-fréquentes. Nous voyons se produire d'abord une secousse indiquée par une élévation de la plume ; puis la plume retombe un peu, mais sans revenir sur l'abscisse et trace ensuite une courbe ascendante qui indique un tétanos croissant. Nous cessons l'excitation, il se produit une nouvelle secousse, puis une décontraction

lente, la plume restant encore pendant un temps assez long au-dessus de l'abscisse.

Le cœur du lapin peut donc aussi être tétanisé. La courbe que donne sa contraction entre les deux secousses, initiale et terminale, en est une preuve. Je vous ferai remarquer que la courbe de la secousse est au-dessus de celle du tétanos. Nous reviendrons tout à l'heure sur ce point.

Nous avons maintenant à reprendre la question du rhythme du cœur. Pour obtenir les résultats que nous allons vous montrer il faut disposer l'expérience d'une façon un peu différente.

Le cœur d'une grenouille étant mis à nu, les deux aortes sont liées; le cœur se gonfle et au bout d'un certain temps, dix minutes à un quart d'heure, ses contractions deviennent moins fortes; on dirait qu'il se paralyse. A ce moment on sépare les deux tiers inférieurs du ventricule par une ligature qu'il faut serrer fortement, et on resèque la pointe ainsi ligaturée en coupant au-dessous du sillon auriculo-ventriculaire.

Cette pointe ainsi gonflée par le sang ne restera pas en tonicité ; le liquide qui y est contenu la ramènera, après chaque excitation, à sa forme primitive. D'autre part, il faut avoir soin qu'il n'y ait pas trop de sang, autrement le cœur ne se contracterait qu'insensiblement.

Nous avons disposé une pointe de cœur de grenouille ainsi préparée sous le cardiographe et nous l'avons excitée avec un courant interrompu 20 à 30 fois par seconde. Elle nous a donné le tracé que je vous présente ici. Vous voyez que cette pointe a battu d'une façon rhythmique, d'abord assez rapidement, environ 3 fois en deux secondes, puis de plus en plus lentement, et cela pendant une durée de neuf minutes; pendant les trois dernières minutes, elle ne battait plus qu'une fois ou deux par minute.

Nous avons répété cette expérience plusieurs fois. Nous l'avons réalisée par la pointe du cœur du lapin, par la

pointe du cœur de la tortue, et nous avons obtenu les mêmes résultats. Avec des secousses d'induction fréquentes, quand le courant employé est d'une intensité convenable, la pointe du cœur présente des battements rhythmiques. — L'intensité du courant est un point important, quand elle est trop faible, il ne se produit qu'une secousse isolée; quand elle est trop considérable, le cœur entre en contraction tonique. Il faut donc commencer l'excitation par des courants faibles, et en augmenter peu à peu la force pour voir se produire le fait dont nous parlons.

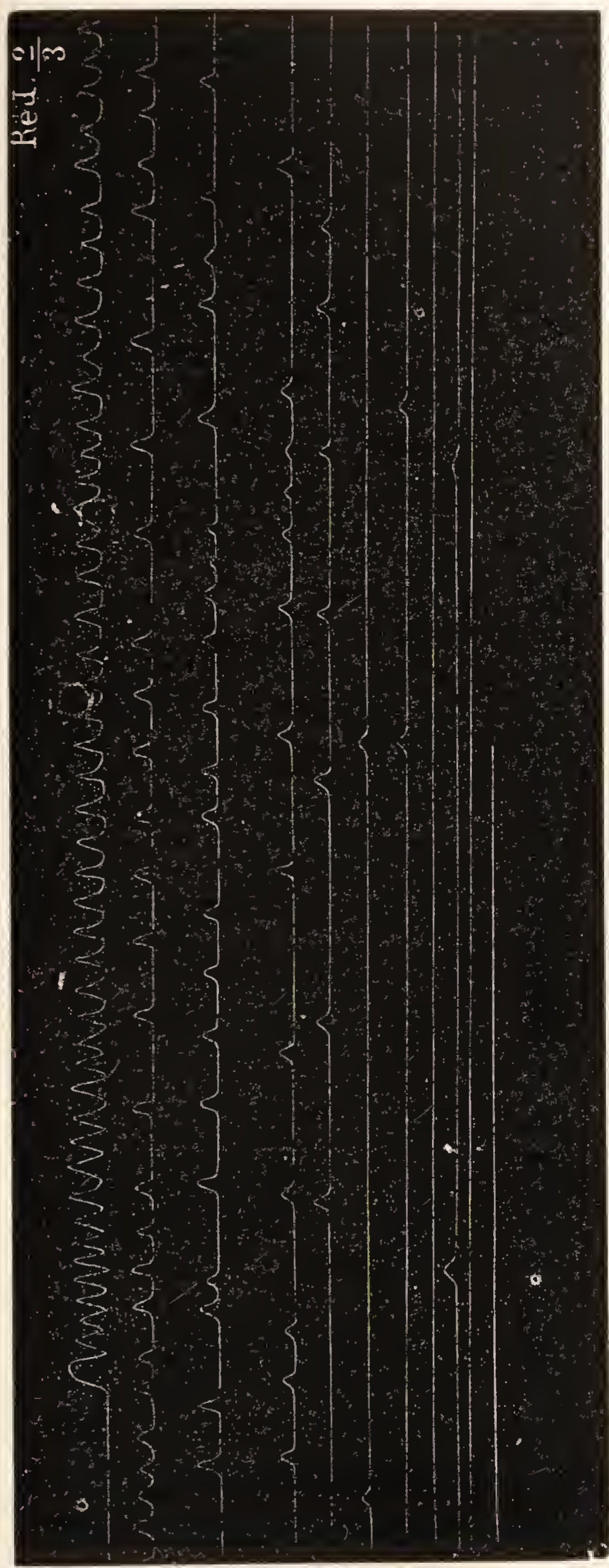


Fig. 76. — Pointe du cœur de la grenouille séparée, excitée par un courant induit d'intensité moyenne à secousses très-fréquentes et présentant des battements rhythmes pendant huit à neuf minutes, — les battements sont de moins en moins fréquents. — Chaque ligne du tracé représente une minute.

Cette série d'expériences démontre que le rhythme tel que nous l'avons défini: (systole, diastole; systole, diastole ; et retour de la série) appartient à la pointe du cœur elle-même, à la pointe

séparée non-seulement de ses nerfs pneumogastrique et sympathique, mais même de ses cellules ganglionnaires. En effet, on n'a jamais constaté la présence de cellules ganglionnaires dans la pointe du ventricule.

Mais si le cœur bat sans nerfs et sans cellules ganglionnaires, à quoi servent les nerfs et les cellules ?

Les nerfs, dont l'influence sur le cœur a été constatée, comme le pneumogastrique, le sympathique, le nerf dépresseur de Ludwig et Cyon, servent à mettre le cœur en rapport avec les différents organes et à le régler suivant leurs besoins. Ils serviraient à établir la sympathie avec les organes, suivant l'expression de Bichat.

Quant aux cellules ganglionnaires du cœur, je crois, mais ce n'est encore qu'une hypothèse, qu'elles ont pour fonction d'émettre l'influx ou l'excitant nécessaire à la contraction, influx que, dans notre expérience, nous remplaçons par l'excitation électrique.

Après ces expériences nous n'avons plus de raison de mettre en doute l'observation de Bowditsch sur les battements rhythmés du cœur sous l'influence de la delphinine. Pour la comprendre, il nous suffit d'admettre que ce poison agissait sur le muscle cardiaque de façon à y produire une excitation constante; dès lors le cœur devait y répondre par des battements rhythmés.

Nous devons maintenant nous poser une autre question. Le rhythme que nous venons de constater comme propriété du muscle cardiaque, appartient-il exclusivement à ce muscle, ou tous les muscles sont-ils capables de mouvements rhythmés.

Les études que nous avons poursuivies jusqu'à présent nous ont montré que le muscle cardiaque a les mêmes propriétés générales que les autres, seulement il les possède à des degrés différents. Il résiste, par exemple, beaucoup plus à l'action de l'électricité. En général, il se rapproche, par plusieurs traits, des muscles rouges; ses contractions



Fig. 77. — Pointe du cœur du lapin excitée par des secousses très-fréquentes et animée de battements lents et rhythmés.

s'ajoutent les unes aux autres, sa tonicité est considérable, mais il diffère de ces muscles par un point important. Nous avons vu, en comparant les muscles blancs et les rouges, que le tétanos du muscle blanc n'arrivait pas à une hauteur plus considérable que la secousse simple. Pour le muscle rouge, au contraire, les contractions successives s'additionnent de telle façon que la hauteur du tétanos arrive souvent à être trois fois plus considérable que celle de la secousse simple. Pour le cœur, la secousse simple, spontanée ou produite par le passage d'un courant, est, au contraire, plus élevée que le tétanos produit par une série d'interruptions. Je vous ai fait remarquer ce point tout à l'heure. C'est le seul par lequel le muscle cardiaque diffère fondamentalement des muscles rouges.

Quant au rhythme, nous verrons, en étudiant les fibres musculaires lisses, qu'elles sont douées de mouvements rhythmés d'une façon très-analogue au cœur. Nous avons même vu des muscles striés donner des battements rhyihmés; ainsi le triceps huméral du lapin excité pendant une seconde par un courant interrompu moyen a continué de battre. Nous avons vu des faits analogues sur la langue de la grenouille.

Donc, même le rhythme ne serait pas absolument spécial au cœur, on le pourrait considérer, avec Brown-Sequard, comme une propriété générale des muscles, mais qui, presque annulée dans les muscles ordinaires, prendrait dans ceux du cœur tout son développement et tout son éclat.

VINGT-SEPTIÈME LEÇON

Sommaire. — Anatomie générale des muscles lisses, à contraction lente et involontaire : Division de Bichat, elle n'est pas entièrement fondée. — Découverte de la fibre-cellule contractile, par Kœlliker. — Répartition générale des fibres musculaires lisses dans les tissus et les organes. — Analyse histologique du tissu musculaire lisse. (A) Méthode de Kœlliker, par l'acide azotique à 20 0/0. (B) Dissociation dans l'eau régale, (C) dans le sérum fortement iodé. (D) Dans les solutions chromiques faibles. (E) dans l'alcool à 36° dilué au tiers.— Description sommaire des cellules contractiles. — Action des matières colorantes. Noyau, protoplasma, écorce musculaire ; division de cette écorce en bâtonnets ou cylindres primitifs adjacents et parallèles entre eux. (*10 mai 1876.*)

Messieurs,

Nous allons étudier actuellement les muscles à contraction lente et involontaire. Ces muscles ont été appelés successivement *muscles de la vie organique*, et *fibres-cellules contractiles*. La première expression, bien que créée par Bichat, n'est pas exacte dans sa généralité. Elle ne doit donc pas être maintenue dans la nomenclature. Chez les arthropodes, en effet, les écrevisses, par exemple, l'enveloppe contractile du tube digestif est aussi nettement striée que le sont les muscles des pattes. Il en est de même chez quelques poissons ; la tanche commune possède un intestin revêtu de faisceaux musculaires striés à contraction brusque. Il suffit d'exciter cet intestin à l'une de ses extrémités pour le voir se contracter brusquement d'une

pièce, comme le ferait le biceps ou tout autre muscle à fibres striées sous l'influence de la même excitation.

Relativement aux fibres musculaires à contraction lente et involontaire, il convient de reporter les premières notions exactes aux travaux de Kölliker (1847). Cet histologiste découvrit un fait qui, vu l'état de la question à cette époque, était de la plus haute importance anatomique. Il reconnut que certains muscles sont formés de cellules allongées. Ces cellules ont l'aspect de véritables fibres; isolées ou réunies elles sont douées de contractilité. Cette dernière assertion constitue la véritable nouveauté des recherches de Kölliker. L'on savait en effet déjà qu'il existait deux systèmes généraux de muscles, les uns soumis à la volonté, les autres qui ne lui obéissaient pas. Mais en fait de muscles involontaires l'on n'avait découvert que ceux qui sont groupés autour de certains organes tels que l'intestin et les bronches. Disséminés, ces muscles avaient échappé à tous les anatomistes. Bichat disait, par exemple, que la tête ne renferme point de division du système musculaire de la vie organique.

Henle qui décrivit, l'un des premiers, et dans leurs détails, les muscles lisses, les considéra comme des rubans formés d'une substance à peu près homogène et parsemée de distance en distance de noyaux allongés.

Il ne sut pas distinguer ces fibres des faisceaux de tissu connectif, et cette confusion le conduisit à supposer l'existence d'une variété de tissu cellulaire doué de contractilité. Il en prit des exemples dans le dartos, le mamelon, la tunique moyenne des vaisseaux sanguins. Mais cette conception tomba d'elle-même dès que Kölliker, employant l'acide azotique dilué dans l'eau au cinquième, eut montré, 1° que les masses de muscles lisses se résolvent en cellules présentant une forme typique ; 2° que ces mêmes cellules caractéristiques se retrouvent plus ou moins abondamment dans toutes les variétés de tissu connectif que

Henle considérait comme doué de propriétés contractiles. Dans la paroi des artérioles et des veines, dans la majorité des canaux excréteurs, tapissant certains replis des séreuses, disposées autour des poils et dans l'épaisseur du chorion, l'on a trouvé depuis, groupées ou disséminées, les fibres-cellules découvertes par Kölliker.

Il est difficile de faire l'étude des cellules contractiles. Elles sont, en effet, soudées entre elles intimement. Si l'on cherche à dissocier une portion de la tunique musculaire de l'estomac ou de l'intestin, on reconnaît aisément que ce que l'on arrache avec la pince ou ce que l'on divise avec les aiguilles est constitué par des fibres étroitement soudées entre elles. L'on n'obtient ainsi que des fragments ou des lambeaux mais nullement des éléments anatomiques véritablement isolés. Si l'on étend sur une lame de verre un fragment un peu important d'une tunique contractile formée de muscles lisses encore vivants, ce fragment revient bientôt sur lui-même. Ce retrait s'opère en vertu même de l'élasticité des couches formées de cellules musculaires lisses. Elle est encore exagérée lorsque l'on ajoute à la préparation une goutte d'acide acétique concentré. Les éléments se gonflent alors en même temps qu'ils reviennent sur eux-mêmes, et l'on ne peut observer nettement les détails de leur structure.

Il est infiniment préférable d'employer le procédé de Kölliker, c'est-à-dire la macération dans l'acide nitrique fumant étendu de quatre fois son poids d'eau. Un petit fragment de la tunique musculaire de l'intestin, de celle de la vessie, ou des parois utérines est placé, pendant vingt-quatre heures, dans quelques centimètres cubes d'acide azotique à 20 p. 0/0. Au bout de ce temps le fragment est lavé, puis dissocié avec des aiguilles. Il se divise alors avec la plus grande facilité en ses éléments constitutifs. La dissociation s'effectue également bien dans l'eau régale convenablement diluée. En agitant le fragment dans le liquide

additionnel on le voit se résoudre en une masse de filaments minuscules et courts qui sont des fibres-cellules élémentaires.

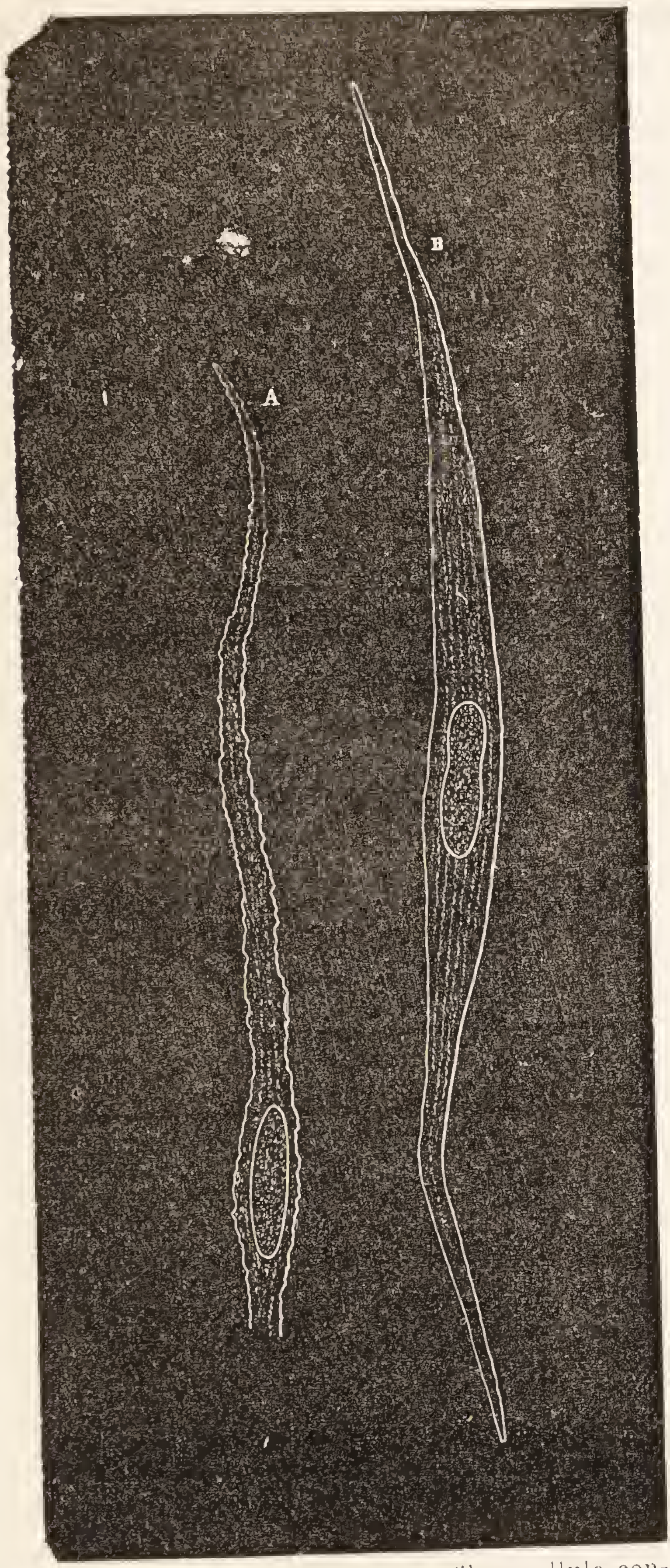


Fig. 78. — A. Extrémité d'une fibre-cellule contractile ; le bord de l'élément est légèrement festonné. — B. Une fibre-cellule entière montrant son noyau central et la striation longitudinale.

La macération prolongée pendant huit jours ou davantage, dans le sérum fortement iodé, celle dans l'acide chromique à 1 p. 1000 ou dans le bichromate d'ammoniaque au même titre ou dans l'alcool dilué au tiers, conduisent à des résultats analogues. Mais la véritable méthode d'isolement consiste à traiter le fragment qu'on veut dissocier par la potasse à 35 ou 40 p. 0/0 (procédé de Moleschott). Au bout de quelques minutes la dissociation est opérée, et les fibres-cellules nagent librement dans le réactif.

Les fibres-cellules mises en liberté se montrent ordinairement sous la forme de longs faisceaux terminés par des

extrémités effilées, fréquemment elles sont aplaties et comme rubanées, et parallèlement à leur axe ou un peu obliquement à ce dernier l'on voit courir à leur surface des crêtes en relief dues à la pression réciproque des fibres réunies dans un même faisceau et se comprimant les unes les autres. Parfois,au lieu de se terminer en pointes effilées la cellule présente à ses extrémités des prolongements irrégulièrement denticulés. Enfin leurs bords latéraux sont souvent festonnés ou munis de petites pointes saillantes, parfois l'élément tout entier est replié comme une banderole, ce qui provient vraisemblablement du retrait subi par la cellule au moment où le réactif coagulant a fixé dans leur forme ses éléments constitutifs.

Lorsque l'on a isolé les fibres-cellules à l'aide de la macération dans la potasse il est absolument impossible de les colorer. L'on reconnaît seulement que la substance propre de l'élément est réfringente et homogène. A peu près au milieu de leur longueur les cellules musculaires possèdent un noyau allongé de forme ovoïde, et communément rejeté un peu sur le côté, c'est-à-dire occupant une situation légèrement excentrique. Pour étudier ce noyau il faut le colorer. Ceci ne peut se faire après l'action de la potasse. Il convient d'opérer la coloration sur des éléments musculaires séparés à l'aide de l'alcool au tiers ou de l'action prolongée des acides faibles ; coloré par le carmin ce noyau se teint en rose, l'hématoxiline lui donne une coloration d'un bleu plus ou moins foncé. Ces noyaux contiennent des granulations nombreuses qui masquent les nucléoles; ceux-ci ne se montrent bien qu'après l'action de l'alcool au tiers.Je devais vous signaler ici l'existence de ces nucléoles découverts par Piso-Borme et les moyens de les distinguer des granulations nucléaires qui les masquent à peu près de la même façon que celles des noyaux des globules sanguins elliptiques recouvrent et empêchent absolument de voir les nucléoles caractéristiques. Les nucléoles des

fibres-cellules musculaires méritent d'attirer l'attention parce que J. Arnold leur a attribué une grande importance au point de vue de la terminaison des nerfs dans les muscles lisses.

Fig. 79. — A. Artériole de l'épiploon du lapin vue l'objectif mis au point de la surface. — B. Artériole vue l'objectif étant abaissé de façon à montrer la coupe optique des fibres-cellules annulaires.

Lorsque l'on examine une fibre musculaire lisse dissociée au moyen de l'alcool au tiers, la substance qui la compose paraît nettement fibrillaire, mais la striation longitudinale, qui résulte de cette disposition, paraît plutôt comme un emmêlement de fibrilles que comme une striation nette analogue à celle formée, dans un muscle strié, par la juxta-position des cylindres primitifs. Pour observer la striation précitée, dans ses détails, il convient d'employer l'artifice suivant : un segment d'intestin de lapin, de cochon d'Inde ou de tout autre mammifère, est circonscrit entre deux ligatures distantes l'une de l'autre de 2 ou 3 centimètres. A l'aide d'une seringue de Pravaz, ce segment est gonflé d'alcool à 36° de Cartier, il est enlevé et plongé dans l'alcool au même titre pendant un jour ou deux. Si maintenant, à l'aide de la pince et des ciseaux, l'on enlève de minces rubans de substance musculaire et si on les étend

par le procédé de demi-dessiccation sur la lame de verre, l'on voit, après coloration par le picro-carminate, que les fibres-cellules sont régulièrement striées en long. Elles ne sont pas isolées les unes des autres, mais certaines ont été rompues dans leur continuité, la rupture est frangée et se montre formée par des bâtonnets dont chacun se continue avec les lignes de la striation longitudinale à la manière des véritables cylindres primitifs des muscles à contraction brusque. Cette striation peut être ainsi étudiée avec avantage dans la paroi des artérioles. Sur le grand épiploon ou le mésentère du lapin, traités pendant vingt-quatre heures par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100, tendus par demi-dessiccation et colorés par la purpurine, les petites artères sont facilement reconnues. On voit alors, en mettant l'objectif au point à la surface, que chacune de leurs fibres musculaires annulaires est nettement et régulièrement striée en long. En abaissant l'objectif, et en mettant la lentille au point sur la coupe optique des cellules musculaires (*Fig.* 79), on voit se dessiner, sur les bords de l'artériole, la figure arrondie correspondant à la projection du noyau qui apparaît comme s'il avait été coupé en travers. Tout autour de ce noyau, la coupe optique des bâtonnets musculaires paraît sous forme d'une série de grains rangés en cercle, et qui, lorsqu'on lève ou qu'on abaisse en lentille, se continuent manifestement avec chacun des bâtonnets qui dessinent la striation. Il résulte de là qu'à sa périphérie l'élément musculaire est enveloppé par une série de cylindres contractiles minuscules juxtaposés entre eux comme les traits parallèles d'un faisceau de javelots.

La principale différence existant entre un faisceau musculaire primitif à contraction brusque et la fibre-cellule que nous décrivons consiste en ce que, dans cette dernière, la substance contractile n'est point striée transversalement.

VINGT-HUITIÈME LEÇON

SOMMAIRE. — Suite de l'étude de la fibre-cellule : Champs de Cohnheim observés sur la coupe transversale. — Absence de la striation transversale admise hypothétiquement par Krause. (I) Analyse histologique des diverses parties de la fibre-cellule. (A) Noyau, (B) protoplasma, il s'étend entre les cylindres primitifs de la zone musculaire ; disposition du fuseau protoplasmique chez les poulpes. Variations de forme générale corrélatives à l'extension ou au retrait de l'élément. (II) Rapports des fibres-cellules entre elles et avec les tissus ; charpente élastique, son étude dans l'aorte et dans les petites artères. — Différence entre les fibres-cellules des grosses artères et des petites. — Disposition des cellules musculaires dans les artérioles. — Mode d'union des fibres-cellules les unes avec les autres : Existence d'un ciment, méthode d'imprégnation et de coloration permettant de démontrer cette existence ; hypothèses sur la nature du ciment. (III) Comparaison du muscle lisse et du muscle strié : la fibre-cellule est l'équivalent morphologique d'un faisceau musculaire primitif : Disposition des muscles dans les vaisseaux sanguins, les lymphatiques. (*12 mai 1876*).

Messieurs,

Nous allons poursuivre et terminer l'analyse histologique de la fibre musculaire à contraction lente et involontaire. Vous avez vu que cette cellule contractile est munie d'un noyau qui occupe, à peu de chose près, l'axe de l'élément, ce noyau est entouré d'une masse de protoplasma sur laquelle nous allons revenir, enfin la périphérie est occupée par la substance contractile proprement dite, disposée sous forme de filaments parallèles entre eux et à la direction de la cellule considérée dans son entier.

Ces premières notions, suggérées par l'examen d'une fibre-cellule observée dans sa totalité et étalée, sont pleinement corroborées par l'analyse des coupes transversales que l'on peut opérer facilement après durcissement convenable dans l'alcool, l'acide picrique, la gomme et l'alcool. Les coupes doivent remplir deux conditions : 1° elles doivent être le plus exactement possible pratiquées perpendiculairement à la direction des fibres; 2° Elles doivent être d'une minceur extrême. Elles sont ensuite colorées par le picro-carminate d'ammoniaque à 1 p. 100 et examinées soit dans ce dernier liquide, soit dans la glycérine neutre. L'on reconnaît alors que l'aire de section de chacune des fibres-cellules présente un noyau central entouré d'une mince zone de protoplasma granuleux. La zone protoplasmique n'est pas bornée en dehors par un contour circulaire; elle est anguleuse et offre un aspect étoilé. Chaque point de l'étoile se poursuit comme un trait, à la façon des rayons d'une roue, et ce trait, après s'être bifurqué ou non, gagne la périphérie de la cellule. Dans l'intervalle des traînées émanant du protoplasma central, on voit la coupe de bâtonnets musculaires former de véritables champs de Cohnheim. A la périphérie de la fibre-cellule, il est impossible de reconnaître l'existence d'une membrane analogue au sarcolemme. Aucune méthode ne permet de constater même l'apparence d'une semblable enveloppe. Il est donc probable que la cellule musculaire n'a d'autre limite que sa propre substance.

Les bâtonnets contractiles qui forment l'enveloppe et pour ainsi dire, l'écorce de la cellule musculaire, ne nous ont présenté aucune trace de striation transversale. Néanmoins, Krause affirme depuis longtemps que cette striation existe à l'état d'ébauche et qu'il l'a constatée directement dans les muscles lisses qui forment la tunique contractile de l'intestin des mammifères. Toute préparation préalable serait même inutile, d'après lui, pour constater le fait, il

suffirait d'employer une lentille à immersion très-puissante. Je crois pouvoir dire ici, messieurs, qu'il est infiniment probable que Krause a plutôt cru voir la striation dont il parle qu'il n'en a véritablement constaté l'existence.

Cette striation était nécessaire pour lui, car elle était indispensable à la généralisation, qu'il prétendait faire, de sa théorie de la contraction. Or, vous le savez, le phénomène de la contraction, d'après Krause, suppose l'existence de cases musculaires. Ce sont ces cases qu'indiquerait dans



Fig. 80. — Faisceaux musculaires de l'intestin du lapin coupés en travers. — *n*, noyaux, — *c*, ciment inter-cellulaire.

les fibres lisses une striation transversale si peu accusée qu'elle fut. Or, non-seulement j'ai répété infructueusement toutes les expériences de Krause en me servant des mêmes objets d'étude, mais encore j'ai soumis les muscles lisses de la couche de fibres longitudinales de l'intestin du lapin à l'examen dans la lumière polarisée. Vous savez combien ce genre particulier d'analyse optique rend saisissables et évidents les moindres détails de structure lorsqu'on l'applique à l'examen des faisceaux musculaires striés ordinaires.

Elle ne m'a révélé l'existence d'aucune strie transversale dans les fibres musculaires lisses ; si donc, cette dernière existe, elle est bien difficile à voir, puisque, depuis Kraüse, tous les histologistes ont, comme moi, vainement tenté d'en constater l'existence.

Étude du noyau.—Lorsque l'on examine un mince plan musculaire de fibres lisses, à l'aide d'un objectif à grand angle d'ouverture, et sans l'addition d'aucun réactif, on distingue plus ou moins facilement les noyaux. Il est même possible de déterminer dans son ensemble leur forme générale. On les voit revenir sur eux-mêmes et se plisser comme une bourse lorsque les fibres-cellules à laquelle ils appartiennent se rétractent. Ainsi se produisent, par suite de l'intersection de plis, les apparences de vacuoles qui se montrent fréquemment au sein de la substance du noyau. La rétraction modifie donc la forme de cet élément. L'action des acides, et notamment celle de l'acide acétique déforme aussi le noyau, le rend granuleux et lui donne une forme serpentine. Cette dernière modification est simplement due au gonflement de la substance de la fibre-cellule sous l'influence du réactif.

D'une manière générale, la forme du noyau est celle d'une ellipse. Le rapport entre le grand et le petit axe de cette ellipse, est variable. Communément, la forme du noyau est parfaitement régulière; on comprend cette disposition, puisque le noyau présente, à sa périphérie, une limite membraniforme que nous avons vue se plisser sous l'influence de la rétraction. Cette limite me paraît être la condition principale de la régularité qu'on observe dans le contour du noyau. Ce dernier est situé à peu près dans l'axe même de la cellule. Lorsqu'une fibre-cellule nage dans le liquide additionnel et qu'elle tourne pour ainsi dire sous les yeux de l'observateur en montrant successivement toutes ses faces, la coupe optique du noyau paraît toujours occuper le centre d'un fuseau protoplasmique placé dans

l'axe de l'élément. Le contenu du noyau a attiré l'attention d'un certain nombre d'histologistes, parmi lesquels il convient de citer Frankenhauser, Piso-Borme et Julius Arnold.

Le noyau renferme un ou deux nucléoles vrais, puis une série de granulations considérées à tort, par quelques auteurs, comme des productions nucléolaires. Ces faux nucléoles se distinguent des vrais en ce qu'ils ne se colorent que peu ou point sous l'influence du picro-carminate d'ammoniaque, tandis que les nucléoles proprement dits sont teints en rouge vif par le réactif.

Le protoplasma forme autour du noyau une zone granuleuse parfaitement reconnaissable à cause de sa disposition fusiforme.

Le protoplasma est d'autant mieux distinct que son aspect granuleux contraste avec la substance musculaire très-réfringente qui l'entoure, je n'insiste pas sur ce sujet. Je constaterai seulement qu'ici, de même que dans la cellule musculaire du cœur de l'embryon des mammifères, une masse protoplasmique centrale entoure ce noyau, et que cette masse s'étend vraisemblablement dans l'intervalle des cylindres primitifs qui constituent par leur union la substance musculaire proprement dite. Le protoplasma est donc ici comme dans les autres muscles répandu partout et sert de surface d'échange dans les phénomènes nutritifs dont l'élément contractile est le théâtre. Chez certains animaux et notamment chez les céphalopodes (le poulpe commun par exemple), les cellules musculaires appartiennent toutes au système des fibres lisses. Mais ces fibres lisses sont extrêmement développées, elles constituent chez les animaux précités les muscles volontaires. Elles sont d'une longueur considérable et se terminent en pointe à leurs extrémités. Elles renferment un cylindre protoplasmique qui se poursuit suivant leur axe dans toute leur longueur.

Ce protoplasma est granuleux et renferme un noyau vésiculeux, médian et volumineux. Tout autour du fuseau protoplasmique central extrêmement accusé existe une écorce musculaire parfois très-mince et admirablement striée en long. Sur les coupes transversales l'écorce contractile se montre formée par la réunion de véritables bâtonnets. En mettant l'objectif au point à la surface, on voit en effet se dessiner dans la zone musculaire de véritables champs de Cohnheim ; en abaissant la lentille on reconnaît que l'aire de chacun de ces champs est la coupe d'un bâtonnet musculaire qui se poursuit au-dessous. En d'autres termes la portion corticale contractile est formée par la réunion de véritables cylindres primitifs, qui ne diffèrent de ceux des muscles striés que parce qu'ils ne sont point marqués de traits transversaux.

L'aspect de la fibre musculaire lisse est tout différent, lorsqu'elle a été fixée dans sa forme à l'état d'extension parfaite, ou lorsque cette fixation a été opérée pendant que la fibre cellule était relâchée et revenue sur elle-même. Je fais devant vous pour le démontrer l'expérience suivante : voici un lapin qui vient d'être sacrifié ; j'isole une anse intestinale, et sur cette anse je jette à quelques centimètres de distance deux ligatures étroitement serrées.

Entre ces deux ligatures j'injecte de l'air : l'intestin se gonfle et ses membranes musculaires sont développées dans l'extension.

Je laisse légèrement sécher l'anse intestinale distendue et, quand elle est fixée dans sa forme par la dessiccation je l'enlève avec un ou deux centimètres d'intestin placé au-dessus et au-dessous des deux ligatures.

La pièce est plongée pendant quelques minutes dans une soucoupe contenant une solution de potasse à 40 p. 100. Rapidement la dissociation des tuniques musculaires modifiées par l'alcali concentré devient facile à faire et je puis isoler leurs éléments constitutifs. Au niveau de la portion

insufflée, j'ai isolé des fibres-cellules longues, étroites, se terminant par des pointes filiformes d'une délicatesse extrême.

Les éléments musculaires des portions non tendues sont bien différents. Ils se montrent sous la forme de fuseaux courts présentant à leur périphérie des festons qui se poursuivent dans une direction zonale tout autour de l'élément.

Ce dernier s'est parfois même plissé en forme de banderolle comme le ferait une lame élastique qui obéirait à sa rétractilité. C'est que les muscles plongés vivants dans la potasse à 40 p. 100 se sont d'abord rétractés sous l'influence de l'action excitante du réactif avant d'être définitivement fixés dans leur forme. Ces considérations sont applicables à l'étude de tous les tissus contractiles. Si ces derniers n'ont point été coagulés et fixés dans un état d'extension parfaite, ils subissent d'abord une excitation directe avant de mourir et se montrent rétractés quand on les dissocie ultérieurement.

Les rapports réciproques des cellules contractiles varient avec les organes dans lesquels elles sont observées. Un point intéressant à cet égard est l'étude des fibres musculaires des artères.

Prenons un vaisseau artériel volumineux, la crosse de l'aorte par exemple : vous n'ignorez pas que la tunique moyenne de ce canal contient de nombreuses fibres musculaires intriquées avec des réseaux et des lames élastiques. Le tissu jaune élastique est disposé sous forme de lames épaisses et parallèles, irrégulièrement réunies les unes aux autres par des ponts, de telle sorte que l'ensemble de la membrane élastique présente une apparence comparable à la disposition d'un gâteau feuilleté.

Les lames élastiques sont en outre fenêtrées et communiquent les unes avec les autres, et d'étage en étage, par une série de trous irrégulièrement semés dans chaque

lame et présentant un contour plus ou moins arrondi. Il résulte de cette disposition une série d'espaces ou de loges inter-lamellaires qui constituent des sortes de paniers élastiques communiquant plus ou moins régulièrement les uns avec les autres. Les cellules musculaires dont la direction générale est sensiblement perpendiculaire à celle de l'axe du vaisseau, sont contenues dans ces paniers. Les éléments contractiles sont exactement moulés sur les parois de la cage qui les contient ; ils affectent des formes bizarres, leur surface est sillonnée de crêtes d'empreinte formant des reliefs de moulage ; deux cellules musculaires juxtaposées sont souvent absolument dissemblables. Les fibres-cellules de l'aorte ont donc une forme irrégulière et bizarre ; elles sont munies de prolongements ou hérissées de pointes, mais, ce qui est typique, c'est que la cellule si irrégulière qu'elle soit présente une striation délicate dont les traits sont parallèles à sa direction axiale. L'isolement de ces cellules, assez analogues sauf la striation transversale à celle du cœur des chéloniens ou des grenouilles, est en général facile.

Elles ne sont pas soudées les unes aux autres comme dans le cœur de manière à former des chaînes. Un lambeau de l'aorte comprenant la membrane moyenne se laisse facilement dissocier dans un liquide quelconque, dans l'alcool au tiers par exemple ; les cellules et leurs prolongements rumeux multiformes nagent en grand nombre dans le liquide additionnel, on peut les colorer à l'aide du picro-carminate, les monter dans la glycérine, et les conserver ainsi à l'état de préparation persistante.

Mais si au lieu de l'aorte, de la pulmonaire, ou de la carotide primitive, on prend comme objet d'étude l'artère fémorale ou l'humérale, la configuration, les rapports réciproques de cellules de la membrane moyenne sont absolument changés. La différence est encore plus appréciable, sur les artères éloignées et de petit calibre telles que la

tibiale antérieure et la pédieuse par exemple. Les fibres musculaires lisses sont alors disposées annulairement. Elles ne présentent plus d'expansions latérales importantes comme précédemment ; elles sont serrées les unes contre les autres en lits pressés et leur direction axiale est commune et concentrique. Au lieu de former des lames épaisses, le tissu jaune élastique est disposé sous forme de réseaux élégants. Ce sont des fibres élastiques qui forment les mailles de ces réseaux, disposés parallèlement à la direction des fibres musculaires et les enveloppant isolément ou par grappes comme le feraient les mailles délicates d'un filet.

Arrivons aux artérioles. La simplification du système d'enveloppe contractile est ici forte à son maximum. Au lieu d'être stratifiées par lits ou par couches les fibres-cellules sont disposées concentriquement à l'axe du tube artériel sur une seule rangée. Chacune d'elles entoure l'artériole comme le ferait un anneau, et pour constituer un sphincter continu elles se disposent de la façon suivante : sur une même face de l'artériole considérons deux cellules musculaires dont le noyau est situé sur une même génératrice ; ces deux cellules ne sont point adjacentes. Elles sont séparées par une série de cellules intercalaires disposées de telle façon que ces éléments fusiformes ne laissent sur aucun point, entre eux, la membrane interne de l'artériole à découvert. Pour réaliser cette disposition il est nécessaire que le plein des cellules fusiformes qui embrassent l'artère se déplace constamment le long de l'axe du vaisseau ; de telle sorte que le noyau qui sert de point de repère se déplace également et qu'une ligne qui unirait les noyaux des cellules successives décrirait une hélice tout autour du tube artériel. Aussi voit-on la série de noyaux se déplacer dans une direction hélicoïde, occuper d'abord la face antérieure de l'artère, puis son bord droit par exemple, sa face postérieure, son bord

gauche etc. Les fibres-cellules disposées annulairement ne se rejoignent pas toujours chef pour chef au niveau de leurs extrémités opposées, parfois un des chefs est excavé et reçoit le chef opposé dans cette excavation, mais c'est surtout dans les couches longitudinales de la tunique musculaire de l'intestin que cette disposition est accusée. Dans la vessie elle existe aux deux pôles de l'élément contractile qui prend alors une forme étoilée sur laquelle J. Arnold a appelé l'attention.

Il convient actuellement d'étudier la configuration des tissus que forment les fibres-cellules en s'unissant entre-elles où en se mélangeant à d'autres éléments anatomiques.

Lorsqu'il s'agit de plans musculaires tels que le revêtement contractile de l'intestin ou de la vessie, c'est-à-dire des membranes musculaires disposées en masses, deux procédés d'examen doivent être employés. 1° Lorsqu'il s'agit de membranes minces comme la vessie de la grenouille, par exemple, l'on tend l'objet d'étude par le procédé au tour de main de la demi-dessiccation, et on le soumet ou non à l'action des réactifs colorants. 2° Les masses musculaires considérables doivent être étudiées au point de vue de leur structure à l'aide de coupes méthodiques. Ces coupes sont avantageusement opérées soit après dessiccation du tissu dans l'étuve à 37° soit après l'action successive de l'alcool, de la gomme et de l'alcool, après quoi on les colore et on les examine dans l'eau ou dans la glycérine.

Il est plus difficile d'examiner et d'analyser les fibres musculaires lisses mélangées au tissu conjonctif et disposées sous forme de plans, de rubans, de masses minimes. Les procédés que nous venons d'indiquer permettront cependant dans le plupart des cas de constater l'existence des fibres-cellules dans un tissu, et je n'insisterai pas davantage sur ce sujet. Mais une question importante à déter-

miner c'est le mode d'union des cellules musculaires entre-elles dans un ruban, un plan ou une masse musculaire. Tout ici semble indiquer l'existence d'un ciment intercellulaire résistant. Il est presque impossible de séparer les unes des autres des fibres musculaires dans les tissus frais, elles se brisent dans leur continuité plutôt que de se dissocier. Pour étudier leur mode d'union il est avantageux d'employer le procédé suivant : Nous injectons avec force par les artères dans une anse d'intestin du lapin comprise entre deux ligatures, une solution de nitrate d'argent à 5 p. 1000 ; cette anse ainsi injectée est plongée pendant une demi-heure ou une heure dans l'eau distillée. Au bout de ce temps, elle est fendue puis étalée sur la lame de verre; l'épithélium de la muqueuse intestinale est chassé par le pinceau et la préparation est examinée dans le baume de Canada. On peut aussi injecter la même solution de nitrate d'argent dans la jugulaire mince et transparente du lapin, traiter cette veine de la même façon que précédemment et la monter dans le baume ou la résine Damar. On voit alors que chaque fibre-cellule est séparée de la voisine par un trait de ciment marqué en noir par l'argent réduit. La direction des traits de ciment indique nettement celle des fibres et, dans l'intestin, les lignes noires se croisent perpendiculairement ou obliquement par plans indiquant la superposition des éléments musculaires.

Si l'on remplit la vessie de la grenouille avec de l'alcool dilué au tiers, et si, après avoir enlevé la poche musculaire on la plonge, remplie qu'elle est par l'alcool dilué, dans une certaine quantité du même réactif, au bout de 24 heures l'épithélium se détache de lui-même et la membrane musculaire peut-être tendue facilement sur la lame de verre. Elle est colorée à l'aide de l'hématoxyline, traitée successivement par l'alcool absolu et l'essence de girofle puis montés dans le baume. Les noyaux sont colorés

en bleu intense, le corps des cellules musculaires en bleu moins foncé. Entre deux éléments juxtaposés se voit une mince ligne blanche brillante c'est la ligne de ciment répondant à la substance unissante qui soude entre elles les cellules musculaires. Ce ciment n'est jamais disposé sous forme de traits transversaux comme dans les fibres musculaires cardiaques. Au niveau des points où les éléments se bifurquent et s'engrênent les unes dans les autres il existe sous-forme d'un trait mince et brillant. C'est à ces notions que se bornent nos connaissances sur la structure de la substance intercellulaire, mais un certain nombre de faits conduisent à penser que cette structure est plus compliquée qu'elle ne le paraît d'abord.

Nous ignorons notamment quels sont les rapports des pointes et des expansions filiformes des fibres-cellules et du ciment qui unit et sépare ces dernières. Nous se savons nullement quelles sont les relations de ces pointes latérales ou terminales avec le ciment. Peut-être ce dernier présente-t-il une structure plus ou moins canaliculée ou tout au moins est-il traversé par un système de lacunes ou de canaux poreux.

Bubnoff a en effet montré que la migration des globules blancs peut s'opérer à travers la paroi des artères. Ceci revient à dire que les cellules migratices peuvent trouver un passage facile au travers des lignes de ciment intercellulaire. Quoi qu'il en soit la question qui nous occupe est encore actuellement obscure et appelle de nouvelles recherches.

La disposition des fibres cellules en ruban n'est pas la plus commune. Le plus fréquemment ces fibres sont disposées en réseaux anastomosés. C'est un point de rapprochement avec la configuration réticulée du myocarde. Quant au groupement des fibres entre elles il est assez analogue à celui qu'on observe dans les muscles striés, les fibres cellules sont reliées d'abord en faisceaux secondaires, puis tertiaires, puis de quatrième ordre.

Dans ce groupement, chaque fibre-cellule se comporte comme le ferait dans un muscle volontaire un faisceau musculaire primitif. Ce fait est capital et sa valeur morphologique se comprend d'elle-même. Tandis que la fibre-cellule est un élément musculaire constitué par une masse de protoplasma renfermant un noyau et entouré d'une écorce contractile à striation longitudinale simple, la fibre musculaire du couturier de la grenouille, par exemple, est une celllule à noyaux multiples dont l'écorce musculaire est à la fois plus développée, plus compliquée, et adaptée par sa striation transversale au mode brusque de la contraction. Mais là se bornent les différences,et dans ces deux cas, si l'on se place au point de vue élevé de l'anatomie générale, les deux éléments présentent dans leur constitution une analogie frappante.

J'aurai peu de chose à dire des vaisseaux sanguins des muscles lisses. Ils sont contenus dans le tissu connectif interfasciculaire. Ils décrivent des mailles allongées, des sortes de paniers vasculaires qui circonscrivent les éléments contractiles et sont parallèles à leur direction. Ici encore l'analogie entre les deux ordres de muscles est complète et frappante. Je ne dirai qu'un mot des lymphatiques qui sont surtout connus dans les tuniques musculaires de l'intestin et dans l'utérus et qui forment un système de trajets, de confluents et de lacunes, analogues à ceux que nous avons étudiés dans le muscle cardiaque sous le nom de fentes de Henle.

En résumé les fibres cellules représentent chacune un faisceau musculaire primitif: dans ce faisceau la substance contractile est disposée sous forme de cylindres primitifs homogènes entourés de tous côtés par le protoplasma cellulaire, mais la substance musculaire n'est point ici morcelée comme dans les muscles à contraction brusque, c'est-à-dire que les surfaces de contact ne sont point multipliées par le mécanisme de la striation transversale.

VINGT-NEUVIÈME LEÇON

Sommaire. — Propriétés physiologiques des fibres musculaires lisses.

I. Mouvements des fibres lisses (*a*) spontanés ; (*b*) provoqués par les agents mécaniques, chimiques, électriques. — Contraction péristaltique et antipéristaltique ; tétanos de l'intestin, son analogie avec le phénomène de la corde bicipitale. — Mouvements rhythmés des muscles des artères ; mouvements rhythmés de la tunique musculeuse de l'uretère, analyse du travail de M. Engelmann sur ce sujet : théorie d'Engelmann, *l'uretère se comporte comme une seule fibre musculaire dans laquelle se propage une onde :* discussion.

II. Étude expérimentale des mouvements rhythmés de l'uretère chez le rat. Disposition de l'appareil : il existe deux centres de mouvements, l'un supérieur rénal, l'autre inférieur vésical. — Le segment d'uretère isolé entre deux ligatures se comporte d'une façon analogue à la pointe du cœur réséquée. — Continuation du mouvement rhythmique après que l'excitation a cessé.

III. Etude des mouvements de l'intestin; travaux de Van Braam Houckgeest et de Sanders, reproduction de leurs expériences. — Expériences du cours ; contraction annulaire de l'estomac au point excité ; existence de mouvements musculaires obscurs échappant à l'observation superficielle ; nécesstié d'instituer des méthodes de recherches appropriées au sujet. Construction de l'appareil à index liquide ; résultats. — (*17 mai 1876*).

Messieurs,

J'arrive aux propriétés physiologiques des fibres musculaires lisses.

La contractilité des fibres musculaires lisses se manifeste à l'œil nu dans l'estomac, l'intestin, etc., par des mouvements spontanés et par des mouvements provoqués au moyen d'excitations chimiques, mécaniques et électriques.

Au début de ces leçons, je vous ai montré les mouve-

ments péristaltiques de l'intestin du lapin. Je vous ai fait voir qu'un point de sa tunique musculaire, serré entre les mors d'une pince, se contracte énergiquement et qu'en même temps les mouvements péristaltiques s'activent dans le voisinage. L'excitation électrique déterminée par les interruptions d'un courant d'induction amène la formation d'une plaque dure, exsangue, entre les deux électrodes. Cette plaque est l'expression d'une contraction persistante de la masse musculaire en ce point, c'est le *tétanos* de la fibre musculaire lisse, pour conserver la même expression que nous avons employée pour les muscles striés.

Mais cette plaque de contraction est-elle spéciale aux fibres musculaires lisses ? Nullement. Vous savez tous que quand on pince transversalement le biceps, il s'y produit une barre dure, qui est due également à la contraction tonique des fibres irrités. Ce phénomène est bien connu des cliniciens, qui l'appellent la *corde bicipitale*. Vous avez vu que, sur le cœur de la grenouille, lorsqu'il est près de mourir et qu'il ne bat plus que mollement, pour ainsi dire, l'excitation d'un point quelconque du myocarde avec une pince, détermine en ce point l'apparition d'une zone de contraction disposée en plaque. Mais c'est surtout chez la tortue, dans les muscles du tronc et des membres que les phénomènes sont bien marqués. Il suffit de prendre un muscle entre les mors d'une pince et de le serrer légèrement, pour voir se produire au point irrité un relief très-marqué, un véritable ventre, en même temps que le muscle se contracte. Dans ce cas même, la contraction active est passagère, mais le relief est persistant au niveau du point excité. Nous reviendrons sur les phénomènes qui accompagnent l'excitation des muscles lisses par les courants interrompus. Reprenons actuellement l'histoire de leurs contractions spontanées.

Ces contractions ont été constatées depuis longtemps à l'œil nu sur les artères. Schiff, en examinant à con-

tre-jour l'oreille du lapin, a remarqué que les vaisseaux artériels n'y avaient pas constamment la même largeur : tantôt ils augmentaient, tantôt ils diminuaient de diamètre. Il existe donc, dans ces canaux sanguins, une sorte de contraction rhythmique. Cette contraction est d'ailleurs très-lente, et il faut observer le vaisseau pendant longtemps et avec un certain soin pour la découvrir. Sur le mésentère ou sur la membrane interdigitale de la grenouille, les artérioles présentent aussi le phénomène de la contraction rhythmique.

Je ne me propose pas, Messieurs, d'étudier, au point de vue de leurs mouvements, les fibres musculaires lisses dans tous les organes où elles se rencontrent. Il suffira, pour nous rendre compte des propriétés du tissu qu'elles forment par leur union, de l'étudier dans un organe bien approprié et où elles soient faciles à distinguer. C'est dans cet esprit que nous avons étudié l'estomac, l'intestin, les artères, l'uretère, qui sont des objets d'étude commodes et que l'expérimentateur a constamment à sa disposition.

Nous commencerons par étudier, au point de vue du fonctionnement, la tunique contractile de l'uretère. C'est, en effet, sur cet organe que les contractions rhythmiques spontanées sont le mieux marquées, le plus régulières, qu'elles se rapprochent le plus des contractions du cœur.

Engelmann, dans un mémoire récent (1), a fait après beaucoup d'autres une étude intéressante des mouvements qui nous occupent. Suivant l'habitude que j'ai pris d'exposer d'abord devant vous l'état des questions avant d'aborder la critique des opinions des auteurs qui s'en sont occupés, je vais vous indiquer les résultats auxquels celui-ci est parvenu dans son mémoire.

---

(1) Zur Physiologie des ureteres, in Archives de Pflüger.

Il commence par décrire anatomiquement et avec détails l'uretère du lapin. Ce canal est constitué par la superposition de quatre tuniques, l'adventice, la musculaire composée d'une couche externe à fibres circulaires et d'une couche interne à fibres longitudinales (ordre inverse de celui de l'intestin), la tunique muqueuse et enfin l'épithélium.

Il reçoit par sa partie supérieure des vaisseaux qui viennent des artères du rein et par sa partie inférieure des rameaux des artères vésicales.

Il est donc possible d'avoir l'uretère isolé sur une grande partie de sa longueur sans rompre ses connexions vasculaires, et c'est pour cette raison qu'Engelmann l'a choisi pour faire ses observations.

La tunique musculeuse de l'uretère ne contiendrait pas de cellules nerveuses; il y en aurait seulement, d'après l'auteur, dans la tunique adventice, au voisinage de la vessie, jamais au-dessus du tiers inférieur de l'uretère ; il y en aurait en outre quelquefois dans l'adventice au niveau du rein, mais toujours en très-petit nombre.

Les études d'Engelmann ont presque toutes été faites sur le lapin. Il recommande de choisir de préférence des animaux maigres, autrement on trouve l'uretère emprisonné dans une masse de tissu adipeux qui gène ses mouvements, les masque, et en empêche l'observation. Engelmann faisait, pour plus de sûreté, jeûner les lapins dont il se servait, plusieurs jours avant de pratiquer l'expérience, mais, comme il est d'autre part nécessaire que l'animal secrète abondamment l'urine pour remplir l'uretère et provoquer ses mouvements, il lui donnait du lait à boire auparavant. Et de cette façon l'inanition n'était pas à craindre. Voici maintenant comment il convient de faire l'expérience ; l'animal est attaché sur le dos ; une incision est pratiquée le long de la ligne blanche ; le paquet intestinal est recueilli dans une vessie de porc ramollie et chauffée à

37°, que l'on ferme avec une ligature assez lâche pour ne pas entraver la circulation des parties réclinées. Ainsi enveloppée, la masse intestinale peut être rejetée à volonté à droite ou à gauche. On commence par la porter à gauche, afin de découvrir l'uretère droit, qui est le plus long. Des linges chauds sont appliqués sur la vessie qui contient les intestins et sur tout le corps du lapin, pour éviter le refroidissement. L'animal étant maintenu autant que possible à une température convenable, voici maintenant ce que l'on observe :

Il se manifeste dans l'uretère des contractions rhythmées qui parcourent ce conduit dans toute sa longueur et qui, dit Engelmann, rappellent la contraction du cœur. Ces contractions ne sont pas très-rapides, elles se montrent toutes les dix secondes environ, et on peut en observer les phases. Lorsque l'on examine attentivement un point déterminé de l'uretère, voici comment l'onde de contraction y passe. L'uretère est d'abord tiré en haut, puis il subit une contraction légère, suivie d'une dilatation. Ensuite succède une pause d'environ dix secondes, jusqu'à ce qu'une nouvelle contraction se produise spontanément.

Les ondes qui parcourent ainsi l'uretère dans sa longueur ont une certaine vitesse qu'il est difficile d'apprécier en suivant des yeux l'onde dans son trajet. Voici du reste le procédé qu'Engelmann a employé dans ce but. Deux observateurs fixent de l'œil, l'un le bout supérieur, l'autre le bout inférieur de l'uretère. Au moment où le premier voit passer une onde, il donne un léger choc sur la table. Le second observateur compte à partir de ce moment les coups d'un métronome qui bat quatre fois à la seconde, jusqu'au moment où il voit l'onde passer au bout inférieur qu'il observe. La longueur de l'uretère entre les deux points observés étant mesurée, on calcule facilement la vitesse de l'onde musculaire. Engelmann a de la sorte trouvé qu'elle était de 20 à 30 millimètres par seconde.

Voilà ce que l'on observe sur l'onde normale ; mais peut-on modifier ce rhythme à volonté ?

Si, quelques secondes après le passage d'une onde, on excite l'uretère avec une pince, on voit se produire à partir du point excité deux ondes marchant en sens inverse, c'est-à-dire l'une en amont, l'autre en aval du point excité. Ces deux ondes ont la même vitesse, et cette vitesse est égale à celle de l'onde normale.

Une autre expérience intéressante consiste à lier l'uretère en son milieu. On supprime de cette façon les ondes du segment vésical, tandis que celles du segment rénal continuent de se produire sans aucune modification.

Si on détache l'uretère à ses deux extrémités il ne présente plus de mouvements spontanés, mais lorsqu'on l'excite en un point, il présente des ondes analogues à celles qui le parcouraient quand il était en place et dans sa situation normale. Un point bien établi par ce qui précède est donc qu'il se produit, dans l'uretère, sous l'influence des excitations mécaniques, une onde péristaltique et une onde antipéristaltique.

La température exerce une influence très considérable sur les contractions. Lorsqu'elle s'abaisse, les contractions diminuent de fréquence et ont une durée beaucoup plus longue ; leur propagation se fait aussi avec une vitesse beaucoup moindre ; quand l'abaissement de température est un peu considérable, les ondes parties du bassinet ne vont pas jusqu'à la vessie ; elles s'arrêtent souvent à moitié chemin : en mourant, pour ainsi dire.

Inversement, la chaleur ramène les mouvements à leur vitesse et à leur force normales, lorsque l'animal n'a pas été trop refroidi auparavant. Si la température est descendue au-dessous de 20°, par exemple, l'uretère ne reprend pas ses propriétés contractiles.

Tels sont les faits qui ont été observés par Engelmann. Voici maintenant la théorie qu'il a proposée :

L'uretère tout entier peut être considéré comme une seule fibre musculaire colossale ; l'onde s'y propage comme elle le ferait dans une fibre musculaire unique, dans celle de la patte de l'hydrophile, par exemple.

Mais comment se fait cette propagation ? D'après Engelmann, il se transmettrait de cellule en cellule *un processus moléculaire* (qu'il ne définit pas très-bien du reste), et qui transmettrait l'excitation de proche en proche aux divers points de la substance contractile.

Reste à savoir comment se produit l'incitation motrice. Les anciens auteurs, J. Müller, par exemple, admettent que c'est l'urine qui excite directement l'uretère. D'autres auteurs, et parmi eux Donders, pensent que l'urine est bien l'excitant initial, mais que c'est par action réflexe que la contraction se produit. Or, comme Engelmann le fait observer, on peut isoler complétement de l'organisme l'uretère avec le rein, sans qu'il cesse de battre. Les mouvements dont il est le siége ne sont donc pas des mouvements réflexes, à moins que l'on ne veuille admettre des centres nerveux réflexes dans le rein. Engelmann a fait à ce sujet des recherches minutieuses et n'a trouvé de cellules nerveuses dans aucune des parties de la tunique musculaire de l'uretère.

Enfin, chez le rat, M. Vulpian (Engelmann ne donne pas d'indication bibliographique, et nous n'avons pas pu retrouver ce fait dans les travaux de Vulpian) aurait remarqué qu'un segment isolé de l'uretère continue de battre. Sur ces données, l'auteur conclut que les mouvements rhythmiques seraient spontanés et appartiendraient en propre à l'uretère, qui, considéré en tant qu'organe, en serait le point de départ.

Vous voyez, Messieurs, que ce mémoire présente un grand intérêt, non-seulement pour des fibres musculaires lisses, mais au point de vue de la contraction musculaire en général. C'est aussi pourquoi nous avons répété les ex-

périences d'Engelmann. Le lapin étant attaché sur le dos et ouvert, nous avons recueilli le paquet intestinal dans des linges chauds et humides; l'uretère a été mis à nu, nous l'avons réchauffé en l'entourant de linges chauds maintenus à distance. Dans ces conditions, nous avons observé exactement les mêmes faits qu'avait décrits Engelmann : Des contractions spontanées parcouraient l'uretère toutes les 10 ou 20 secondes ; les excitations mécaniques déterminaient à partir du point excité deux ondes en sens inverse, péristaltique et anti-péristaltique ; une ligature au milieu faisait cesser les ondes de la partie inférieure, tandis que celles du segment supérieur étaient conservées ; enfin, un fragment isolé de l'uretère ne présentait pas de contractions spontanées, mais réagissait à l'excitation.

Ces expériences établissent-elles complétement la théorie d'Engelmann ? Il y en a une qui, certainement, lui est très-favorable. C'est celle où, sur un segment séparé, deux ondes se produisent à partir d'un point excité quelconque Mais d'autres expériences lui sont tout à fait contraires. Ainsi, quand l'uretère est lié au milieu, si la théorie des mouvements spontanés de l'uretère est vraie, les deux segments séparés par la ligature devraient continuer à battre, et nous voyons, au contraire, que le segment inférieur reste indéfiniment immobile. Ce fait prouve que l'incitation motrice vient du rein ou de son voisinage, et que dans l'état normal cette partie supérieure voisine du rein se comporte à l'égard du reste de l'uretère, comme les oreillettes et la base du cœur, par rapport à la pointe de cet organe.

Ces analogies suffisent à montrer le grand intérêt qu'il y aurait à savoir si la tunique musculaire de l'uretère possède les mêmes propriétés générales que le cœur. Il serait, par exemple, très-intéressant de connaître si, comme nous l'avons démontré pour le muscle cardiaque, une excitation soutenue amènerait dans l'uretère des battements rhythmiques. Nous avons essayé de constater ce fait ; mais l'expérience est

extrêmement difficile à disposer sur le lapin pour bien constater le rhythme et nous avons dû y renoncer.

Nous avons ensuite essayé de reproduire les faits sur le rat. Voici comment nous avons disposé l'expérience. Le rat est, commme vous le voyez, fixé sur une planchette au moyen d'un mors appoprié et de liens qui retiennent ses membres. Un thermomètre, attaché à côté de l'animal sur la planchette, permet de noter la température du milieu où il se trouve. Nous avons placé cette planchette sur une brique et la brique elle-même sur une plaque métallique. Le tout est recouvert d'une grande cloche plate, d'un cristallisoir qui repose sur la plaque métallique. L'animal est de la sorte contenu dans une chambre fermée, et où il peut être observé facilement à travers la paroi transparente. Pour élever la température de cette chambre, nous avons placé la plaque métallique, qui en fait le plancher, sur une grande capsule remplie d'eau que nous pouvons chauffer avec un bec de gaz placé au-dessous et dont nous graduons la flamme à volonté.

Le rat ayant été attaché sur la planchette et disposé dans l'appareil, la température de ce dernier est graduellement élevée jusqu'à 36°. A ce moment, nous enlevons rapidement la cloche ; une incision faite dans toute la longueur de la ligne blanche met à nu les intestins qui sont recouverts d'un linge humide chauffé ; l'uretère étant mis à nu, la cloche est replacée par dessus l'animal. Il serait difficile d'observer exactement à l'œil nu les mouvements d'un organe aussi petit. Aussi avons-nous disposé les choses et élevé la planchette sous la cloche, de façon que l'uretère puisse arriver au foyer d'une loupe que nous plaçons sur la cloche. De cette façon, l'uretère, grossi 2 à 3 fois, se voit parfaitement bien, et il présente des mouvements péristaltiques comme celui du lapin.

Nous pourrons parfaitement, je pense, opérer dans ces conditions. Plaçons d'abord une ligature à la partie mé-

diane de l'uretère, de manière à le diviser en deux parties égales, et observons : Au début, les deux segments continuent à battre ; puis le supérieur s'arrête et les mouvements ne persistent que dans le bout inférieur. En examinant de plus près, nous voyons que le segment supérieur est gonflé par l'urine accumulée dans son intérieur ; c'est ce gonflement qui arrête ces mouvements ; si, en effet, nous faisons une petite incision latérale au-dessus de la ligature, l'urine s'écoule et les battements rhythmés reprennent leur cours.

La direction des ondes dans les deux segments est intéressante à remarquer ; dans le segment supérieur, elle est normale, c'est-à-dire que les ondes se dirigent de haut en bas ; dans le segment vésical, au contraire, les ondes sont antipéristaltiques ; elles partent de la vessie pour aller jusqu'au point serré par la ligature. Or, comme l'incitation motrice du rein qui détermine les mouvements du segment supérieur est arrêtée par le fil constricteur, il faut donc qu'il y ait pour le bout inférieur un second centre d'excitation, et la direction antipéristaltique des ondes nous indique que ce centre est placé dans la vessie.

Nous pouvons, en conséquence, déduire de ces faits que, chez le rat, il existe au moins deux centres d'incitation motrice pour l'uretère. Pour nous en assurer, nous avons fait une seconde expérience. Nous avons placé sur l'uretère deux ligatures, de manière à le diviser en trois segments, un rénal, un vésical et un médian. Dans ces conditions, nous avons constaté que, tandis que le segment vésical et le rénal continuent à battre, le segment médian reste immobile. Ce n'est pas tout : l'expérience ainsi pratiquée met à notre disposition un segment d'uretère immobile, ne présentant plus de contractions spontanées et sur lequel nous pourrons reconnaître si une excitation constante amène des contractions rhythmées ; et voici comment nous avons monté l'appareil à cet effet : Voici deux

fils de cuivre recouverts de gutta-percha et courbés en crochets délicats que nous pourrons faire passer sous l'uretère, de manière à n'exciter que cet organe seul et sur un point donné. Nos fils étant mis en communication avec les électrodes d'une machine d'induction, et la cloche de verre qui recouvre le tout permettant une observation attentive au moyen de la loupe, nous électrisons le segment médian par les interruptions d'un courant d'induction de force moyenne, au nombre de 20 ou 30 par seconde. Nous voyons se produire dans le segment, immobile auparavant, des contractions rhythmées variées, il est vrai, mais bien marquées.

Voici donc un segment d'uretère qui ne contient pas de cellules nerveuses (puisqu'il ne bat pas spontanément) et qui se trouve par conséquent dans les mêmes conditions que la pointe du cœur reséquée; ce segment se comporte absolument de la même façon, en présence des interruptions rapprochées et soutenues d'une machine à induction. Les contractions une fois produites, nous avons alors arrêté l'excitation. Mais, à notre grand étonnement, les battements rhythmiques, au lieu de se suspendre, ont encore continué à se produire et se sont manifestés quatre ou cinq fois. Poursuivant l'observation, nous avons bientôt vu le segment rester ensuite immobile pendant une heure environ ; puis nous avons recommencé plusieurs fois l'excitation; les contractions rhythmées ont reparu chaque fois et se sont soutenues quelque temps après que l'excitation avait cessé.

Il serait néanmoins nécessaire de continuer les expériences pour en tirer des résultats plus nets. Nous nous sommes cependant arrêtés là. La mise en expérience de l'uretère (1) nous offrait trop de difficultés et nous pouvions espérer trouver, dans d'autres organes, ce que nous cherchions sur les fibres musculaires lisses en général.

---

(1) Une difficulté que je dois encore signaler en passant, à propos de l'ure-

Passons donc à d'autres organes et voyons si dans le tube digestif, dans l'estomac, dans l'intestin, nous ne pourrons pas trouver des objets d'étude qui nous permettent de résoudre la question des mouvements des fibres musculaires lisses. Je dois dire de suite, messieurs, que nous avons obtenu des résultats très-satisfaisants.

Mais exposons d'abord l'état de la question. Le dernier mémoire qui ait paru sur ce sujet est de 1878; il a été publié par van Braam Houckgeest qui l'avait commencé avec Sanders, et l'a terminé seul par suite du départ de son collaborateur.

Sanders avait imaginé, pour l'observation des mouvements intestinaux, une méthode intéressante; elle consiste à observer ces mouvements à l'abri du contact de l'air. A cet effet, l'on dispose dans une caisse rectangulaire 20 à 30 litres d'une solution d'eau salée à 6 p. 1000. Ce bain est porté à la température de 38° centigrades. Avant d'y placer le lapin, on pratique la trachéotomie et l'on place dans la trachée une canule qui communique avec un tube en caoutchouc dont l'autre extrémité est fixée sur un des bords de la caisse. Cela fait, l'animal, attaché sur le dos à une planchette métallique, est immergé dans l'eau salée; l'on fait une incision sur la ligne blanche en ayant soin d'éviter les vaisseaux. Les intestins se dégagent et flottent dans le liquide qui ne les altère pas notablement.

Voici ce que M. van Braam Houckgeest a observé dans ces conditions. L'estomac demeure immobile, l'iléon et le gros intestin sont également en repos, le duodénum et le jéjunum seuls sont animés de quelques légers mouvements.

Ces phénomènes sont, vous le voyez, tout à fait diffé-

---

tère, c'est que cet organe est tellement mince qu'il n'est pas possible de prendre un tracé graphique de ses contractions. Engelmann y a renoncé et nous aussi.

rents de ceux que présentent les intestins exposés à l'air libre. Vous avez tous été témoins des mouvements considérables qu'ils présentent à l'ordinaire quand on ouvre la cavité abdominale d'un lapin. Houckgeest et Sanders attribuent ces mouvements à l'excitation de l'air et pensent que leur solution salée agit comme un milieu indifférent.

Ces auteurs ont observé, en outre, qu'en irritant avec une pince un point de l'intestin, il s'y produit une contraction; mais cette contraction reste localisée et ne donne pas naissance à des ondes péristaltiques et antipéristaltiques qui se propageraient le long de l'intestin.

Un peu avant ces auteurs, en 1871, Engelmann, poursuivant l'idée qui avait donné naissance à son travail sur l'uretère, avait publié un mémoire sur la contraction des intestins et des autres organes contenant des fibres musculaires lisses. Voici comment il opérait : Les animaux étant chloroformés, les intestins étaient mis à nu. Au moment où survenait la mort de l'animal, une grande contraction péristaltique parcourait tout le tube intestinal, prenant son point de départ un peu au-dessous du pylore. — Quand l'on pinçait ensuite l'intestin en un point, il s'y produisait une contraction et en même temps l'on voyait partir du point excité une onde péristaltique et une onde antipéristaltique.

Houckgeest reconnaît l'exactitude des faits observés par Engelmann. Seulement, il prétend que les choses ne se passent ainsi qu'après la mort de l'animal, et que sur le vivant les phénomènes sont tout autres ; je dois noter ici que, pour étudier avec plus de soin les contractions intestinales, Engelmann appliquait à l'intestin un instrument analogue au cardiographe de Marey ; il l'introduisait dans un fragment d'intestin et enregistrait ainsi les mouvements complexes qui s'y produisent. C'est d'un appareil très-semblable que se sont servis Legros et Onimus dans leurs recherches déjà anciennes sur le même sujet.

Je ne suivrai pas ces différents auteurs dans les détails de leurs observations. Nous ne nous occupons pas ici, en effet, des fonctions de l'intestin pris en particulier, mais uniquement des fonctions des fibres musculaires lisses, et une grande poche de caoutchouc introduite dans un segment d'intestin et en enregistrant les divers mouvements si complexes, ne nous apprendrait rien sur le mode de contraction de la fibre musculaire lisse considérée en elle-même.

Je ne dirai rien non plus de la partie des travaux de ces auteurs qui a trait à l'influence du système nerveux sur la contraction. Pflüger a démontré, comme on sait, que le nerf splanchnique est un nerf d'arrêt pour les intestins, tandis que le pneumogastrique n'exerce pas d'influence sur leurs mouvements. Les discussions tournent autour de ce point; elles m'entraîneraient hors de mon sujet, je les laisse de côté et reviens à l'objet de nos études, aux mouvements rhythmés des muscles lisses tubuliformes.

Nous avons répété sur la grenouille les expériences faites par Houckgeest sur le lapin. A cet effet, nous avons fixé l'animal avec des épingles sur un disque de liège disposé au fond d'un cristallisoir rempli d'eau salée à 5 pour 1000; nous ouvrons ensuite la cavité abdominale sur la ligne blanche, après avoir pris soin de lier en haut et en bas la veine abdominale médiane pour éviter la perte de sang. Les intestins se dégagent et flottent dans le liquide. Immédiatement après l'opération, quelques mouvements se manifestent dans le chef supérieur de l'intestin grêle; l'estomac reste immobile, ainsi que la portion moyenne de l'intestin grêle et le rectum.

Si maintenant nous élevons la température du milieu, ce que nous faisons en remplaçant l'eau à 19° C dans laquelle se trouvait la grenouille, par de l'eau à 32° C, les

mouvements deviennent plus évidents, puis, après un certain temps ils cessent et les intestins se relâchent.

Mais, si nous irritons un point de l'estomac en pinçant avec une pince très-fine une petite portion de sa paroi, nous y faisons naître une contraction. La forme de cette dernière est intéressante à observer : l'estomac a été pincé longitudinalement; au bout d'un certain temps, nous voyons se former en ce point un petit sillon; ce sillon s'étend transversalement et finit par embrasser comme un anneau toute une zone de l'estomac; celui-ci se trouve rétréci en ce point comme si on l'avait serré avec un lien. Son diamètre est diminué de plus de moitié.

Il y a aussi une petite extension de l'excitation en longueur, mais elle est à peine appréciable.

Le résultat de cette expérience se comprend facilement. L'estomac de la grenouille ne présente dans sa tunique musculaire que des fibres circulaires. Il y a bien en outre à la partie profonde de la muqueuse deux couches musculaires, l'une transversale, l'autre longitudinale (disposition analogue à celle qu'on observe dans le reste du tube digestif); mais ces couches minimes ont une importance relativement peu considérable, et que nous pouvons négliger dans l'espèce.

Dans l'intestin, qui renferme les deux ordres de fibres, longitudinales et transversales, le phénomène se produit absolument de la même façon. Sous l'influence de l'irritation, il y a constriction ou contraction annulaire très-énergique, le diamètre de l'intestin est très-notablement réduit au niveau du point excité, aucune propagation de l'irritation ne se manifeste, au contraire, dans le sens de la longueur.

Faut-il conclure de ces observations, comme l'a fait Houckgeest, qu'il n'existe pas de contraction péristaltique et antipéristaltique? Point du tout. Il est, en effet, des mouvements qui échappent complètement à notre observation à cause de leur extrême lenteur et qui se produisent néan-

moins dans les parties excitées. Supposons une montre qui n'aurait qu'une aiguille marquant les heures et qui serait examinée par un observateur peu patient, cet observateur serait amené à conclure au bout de peu d'instants que l'aiguille ne se meut pas sur le cadran. Il en est ainsi pour certains mouvements de l'intestin; nous sommes obligés, pour les constater, de recourir à des moyens détournés, à les artifices.

Dans ce but, nous avons construit l'appareil suivant. Nous fixons un estomac de grenouille sur l'extrémité d'un tube de verre creusé d'un gorge pour qu'aucun déplacement ne se puisse opérer, l'autre extrémité du tube est fermée par un bouchon de caoutchouc percé d'un trou. Introduisons par ce trou la canule d'une seringue chargée d'eau salée et remplissons ainsi de liquide le tube et l'estomac. Les matières contenues dans la poche stomacale ayant été chassées par le courant d'eau, une ligature est appliquée sur le pylore, et dans le bouchon en caoutchouc l'on introduit un tube de verre effilé en pointe capillaire. L'eau en excès monte dans la partie effilée du tube. L'appareil étant ainsi disposé, nous plongeons tout le système dans l'eau salée.

Nous observons alors un phénomène très curieux. Pendant des heures entières, la colonne d'eau engagée dans le tube capillaire monte et descend alternativement, très-lentement il est vrai, mais d'une façon absolument rhythmée.

En un mot, cet estomac qui, à l'œil nu, paraissait complètement immobile présente une série de mouvements ; il possède, presque comme le cœur, une *systole*, une *diastole* et une *pause*.

Il n'est pas difficile d'enregistrer ces mouvements. Il suffit de faire communiquer le tube de verre par l'intermédiaire d'un tube en caoutchouc avec un des tambours enregistreurs de M. Marey pour voir le style écrivant marquer sur le cylindre les contractions de l'estomac.

TRENTIÈME LEÇON

Sommaire. — Suite de l'étude des propriétés physiologiques des fibres musculaires lisses. — I. Construction du myographe léger à style de paille, mode particulier d'enregistrement sur le cylindre. — Courbe de contraction : contraction proprement dite, décontraction, pause. Limite des causes d'erreur. Ces causes d'erreur sont insignifiantes. — II. Brusquerie relative de la phase de contraction; augmentation de l'amplitude par la fatigue, diminution de la tonicité sous la même influence. — L'intestin dans tous ses points peut devenir le siège de mouvements rhythmiques.—Cette propriété n'appartient pas à l'organe entier, des rondelles d'estomac peuvent battre rhythmiquement. — Les mouvements spontanés appartiennent-ils à la couche musculaire d'enveloppe ou à celle de la muqueuse? — III. Origine des mouvements rhythmés; plexus d'Auerbach, leur constitution générale. Etude des excitants mécaniques, électriques et thermiques. — IV. Comparaison des fibres lisses et des striées au point de vue du fonctionnement. Résumé. — (*19 mai 1876*).

Messieurs,

L'expérience que nous avons faite à la fin de la dernière leçon a mis hors de doute, je pense, l'existence des contractions spontanées et rhythmées de l'estomac de la grenouille; toutefois, pour des phénomènes d'aussi peu d'étendue que ceux dont nous nous occupons ici, ce procédé n'est pas assez délicat. Nous avons construit pour les enregistrer le petit myographe que je vous présente ici.

Il se compose comme vous voyez d'une paille fixée par un axe sur un petit support en liège et terminée par une plume

disposée pour écrire sur le cylindre enregistreur. Tout près de son axe, à un centimètre de distance environ, est fixé sur cette paille un bras vertical aussi en paille et terminé par un biseau en cire à cacheter. L'intestin ou l'estomac de la grenouille est placé sur le support et sous le bras vertical du levier ; il n'est comprimé qu'en un point très limité, grâce au biseau par lequel est terminé ce bras, et par conséquent le levier n'enregistrera que les mouvements d'un point parfaitement déterminé.

Le cylindre enregistreur n'est pas animé d'un mouve-

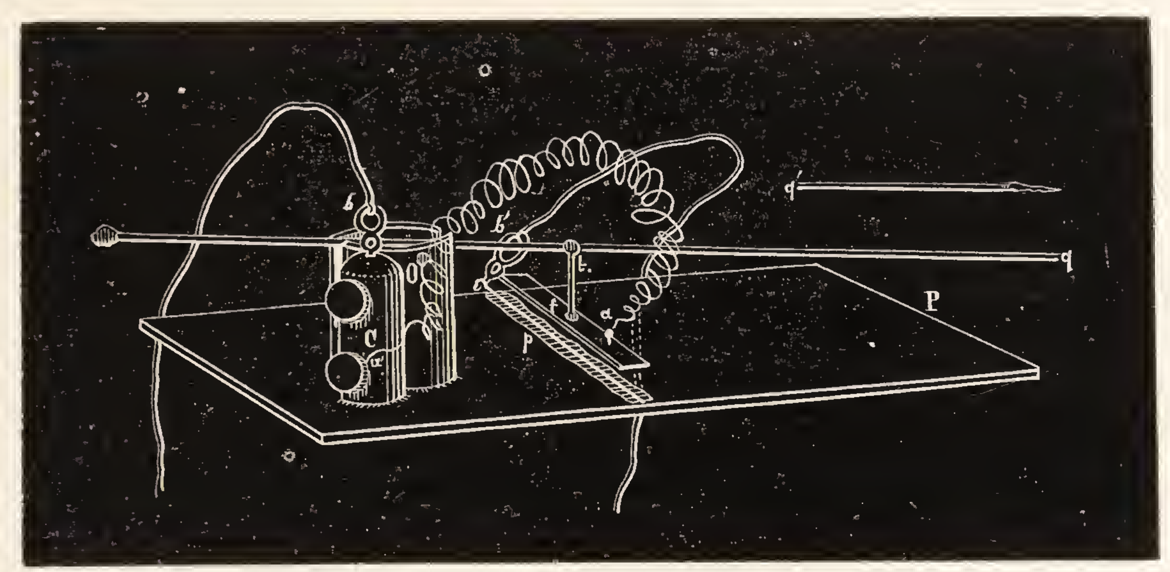


Fig. 81. — Myographe à tige de paille. — P, support de liège. — *q, q'* style écrivant, fait d'une paille munie en arrière d'un contrepoids de cire à modeler. — *t*, tiges de paille reliée au levier de paille.— O, bouchon encoché sur lequel le style a son centre de mouvement. — C, borne électrique, *b*, son fil. — *p*, plaque métallique supportant le muscle excité ; *b*, son fil. — *a a'* fil reliant la borne et la tige *t*.

ment constant. Nous le faisons tourner à la main toutes les 5 secondes d'une petite quantité que nous avons évaluée à 7/9 de millimètre. Nous obtenons ces intervalles réguliers en mettant le cylindre enregistreur sur l'axe lent et en faisant faire toutes les 5 secondes un tour entier à l'arbre du régulateur de Foucault.

Il résulte de ce mode de rotation qu'au lieu d'obtenir sur le cylindre une courbe régulière, nous avons une ligne saccadée, quelque chose comme les marches d'un escalier. Chaque marche de cet escalier représente un intervalle de

cinq secondes. Lorsque le levier reste immobile et ne s'écarte pas de la ligne des abcisses, il trace sur le cylindre une ligne droite ; ce n'est que lorsqu'il s'élève ou qu'il s'abaisse qu'il trace cet escalier. Pour déterminer la durée d'une contraction, il suffit de compter les saccades et de multiplier par 5 pour obtenir le nombre de secondes. Pour les pauses complètes, il suffit de prendre la longueur parcourue, de la diviser par 7/9 et de multiplier par 5 pour connaître le temps de la pause. Il sera donc facile de déterminer la durée des différentes phases du mouvement enregistré.

Ce procédé n'a d'inconvénient que l'ennui de tourner le cylindre à la main. On l'éviterait en montant sur l'arbre du régulateur un échappement avec pendule. Nous n'avons pas eu le temps de faire construire cette pièce de l'appareil, mais on conçoit qu'il suffise d'exprimer le principe d'une pareille modification pour qu'elle puisse être facilement employée par les expérimentateurs à venir. Avec un semblable appareil, les causes d'erreur sont insignifiantes. On pourrait, il est vrai, ne pas faire tourner le cylindre exactement toutes les 5 secondes, mais les résultats que nous enregistrons sont si nets et les phénomènes qu'ils représentent s'effectuent avec tant de lenteur, que l'inexactitude à laquelle je fais allusion n'a point de véritable importance. — Cela posé, étudions avec notre appareil les différentes parties du tube digestif.

Prenons d'abord l'estomac. Il faut, je vous prie de le remarquer, choisir un animal à jeun ; les mouvements sont alors, en effet, beaucoup plus réguliers. La cavité viscérale étant ouverte, nous coupons l'estomac au-dessous du pylore, nous le saisissons par le duodénum pour le détacher, puis nous coupons l'œsophage. Tout cela doit être fait délicatement et sans toucher l'estomac ni avec les doigts ni avec la pince, car la chaleur ou l'excitation mé-

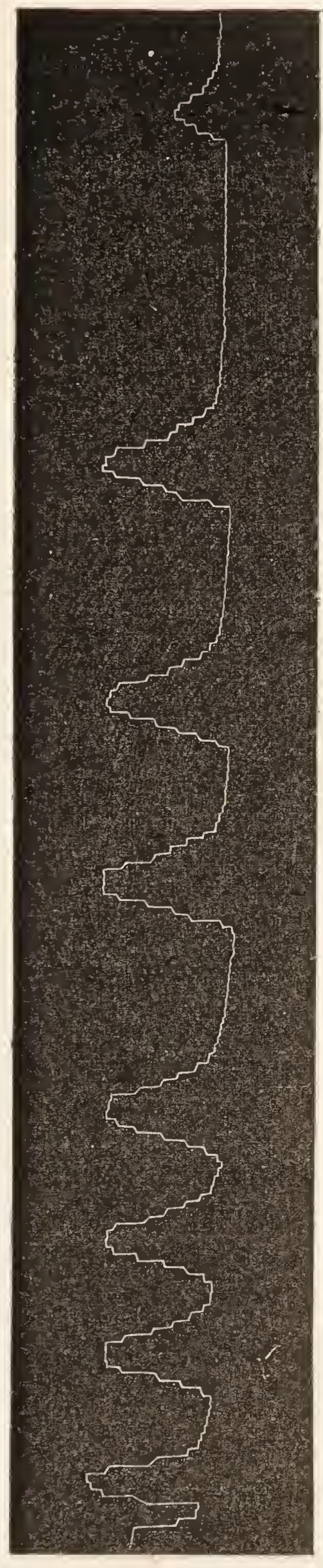


Fig. 82. — Contractions spontanées de l'estomac de la grenouille rousse.

canique y amènerait une contraction qui persisterait quelque temps et retarderait l'observation. Le levier du myographe sera placé dans le voisinage du pylore ; c'est à ce niveau, en effet, que les contractions sont les plus nettes, comme nous avons pu le constater précédemment sur l'estomac se contractant dans l'eau salée, suspendu au tube de verre, vous pouvez remarquer vous-mêmes ici, qu'après l'immersion dans l'eau salée, si l'on expose la tunique contractile à l'action de l'air, les ondes se produisent en premier lieu près du pylore et se propagent ensuite en suivant une direction anti-péristaltique et en décroissant peu à peu jusqu'au milieu de l'estomac.

En enregistrant les contractions de l'estomac avec notre myographe, nous voyons qu'immédiatement après l'opération, les contractions sont petites et irrégulières, elles ont une faible amplitude. Cela tient à ce que l'estomac a été irrité par l'extirpation, qu'il est contracté. Il faut un temps quelquefois assez long pour que cette irritation se calme ; nous ne l'avons pas mesuré, il est du reste extrêmement variable suivant que le procédé d'extirpation a plus ou moins ménagé l'organe et suivant l'irritabilité individuelle de l'animal. Il n'est donc pas pos-

sible d'indiquer à ce sujet une valeur même approximative.

Lorsque l'estomac s'est calmé, pour ainsi dire, les contractions deviennent régulières et on a une ligne ascendante correspondant à la contraction, une ligne descendante correspondant au relâchement, et une pause, puis indéfiniment retour de la série..

Vous pouvez constater, Messieurs, sur les tracés que je mets ici sous vos yeux, que la contraction se fait beaucoup plus rapidement que la décontraction. C'est une loi générale, du reste, pour tous les muscles ; nous l'avons déjà constatée pour les muscles striés et pour le cœur.

Quand le muscle commence à se fatiguer, ses contractions sont séparées par des pauses plus considérables ; il donne alors des contractions d'une beaucoup plus grande amplitude. D'une manière générale, on peut dire qu'à une grande contraction succède une grande décontraction.

Si nous suivons pendant une heure environ les contractions de l'estomac, nous voyons que les contractions, d'abord petites et irrégulières, augmentent peu à peu d'amplitude et de régularité. En même temps, l'on remarque que la ligne de décontraction s'allonge et que les lignes des sommets de décontraction descendent de plus en plus au-dessous de l'abcisse. Ces tracés prouvent que la tonicité du muscle diminue peu à peu ; au début de l'expérience il était en contraction tonique, à mesure qu'il se fatigue, la tonicité s'atténue, puis disparaît, et le relâchement s'effectue d'une manière plus complète.

Mais, chose remarquable, à mesure que la tonicité diminue, l'amplitude des contractions augmente. Les deux propriétés du muscle sont donc ici encore bien plus distinctes que dans les muscles striés et dans le cœur, puisque la tonicité, mise en jeu d'abord, diminue peu à peu, tandis que la contractilité, presque annulée au début, se manifeste plus amplement à mesure que la tonicité tend à disparaître.

Nous trouverons encore sur notre route d'autres exemples

possibles d'indiquer à ce sujet une valeur même approximative. Nous pourrions donner d'autres exemples intéressants de cette distinction entre la tonicité et la contractilité ; qu'il nous suffise, pour aujourd'hui, de l'avoir reconnue dans les muscles lisses, comme nous l'avions reconnue auparavant, à un degré moindre, il est vrai, dans les muscles striés.

Si nous continuons à étudier le tube digestif, nous constaterons que toutes ses parties présentent des battements rhythmés analogues à ceux de l'estomac. Voici le tracé des mouvements de l'œsophage ; ils ont, comme vous le voyez, une faible amplitude et sont assez irréguliers.

Le duodenum a des battements presque aussi considérables que ceux de l'estomac. Vous voyez que son tracé présente d'abord des irrégularités et devient régulier ensuite ; plus loin, les décontractions deviennent de plus en plus lentes, les pauses de plus en plus longues au fur et à mesure de la fatigue qui survient. Les tracés des autres portions de l'intestin grêle montrent que ce dernier présente dans toute sa longueur des battements, mais ils ont d'autant moins d'amplitude que l'on examine un segment plus éloigné de l'estomac. Cette observation est d'accord avec les résultats obtenus par les physiologistes : tous ont constaté que les contractions sont plus intenses dans la partie supérieure du tube digestif que dans l'inférieure ; mais, accusées ou très-minimes, ces contractions existent tout le long du tube digestif; le rectum lui-même présente

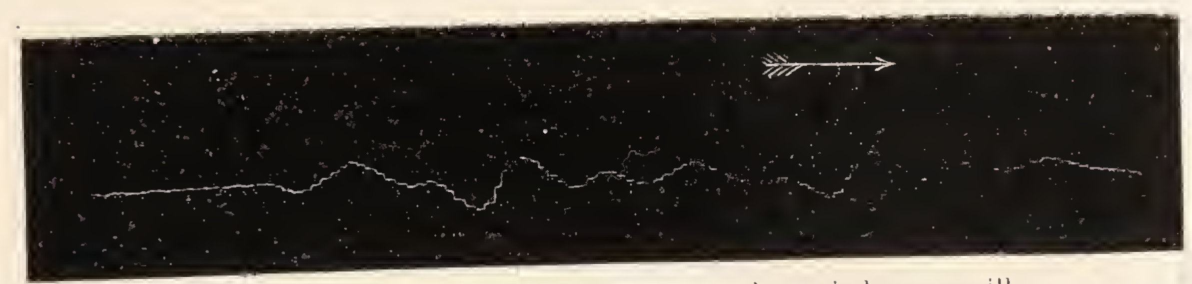


Fig. 83. — Battements spontanés de l'œsophage de la grenouille.

aussi des mouvements rhythmés, comme vous le pouvez voir par le tracé que je vous présente.

Revenons à l'estomac et étudions de plus près ses mouvements. La première question que nous nous posons est de savoir s'il faut que l'estomac soit entier pour manifester ses mouvements, ou si une petite portion isolée les présenterait aussi.



Fig. 84.— Grenouille. — Contractions spontanées de l'intestin grêle et du duodénum. — I. Intestin grêle. — II. Duodénum.

Pour répondre à cette question, nous avons enlevé une rondelle de l'estomac ; mise sous le myographe, elle nous a montré des mouvements rhythmés. Nous avons dû en conclure que la propriété des mouvements rhythmiques appartient non seulement à l'organe entier, mais à des fragments d'estomac.

Cela posé, nous aurons à nous demander maintenant à quelle partie de l'estomac appartiennent les contractions. A ce propos, je vous rappellerai en deux mots la structure de l'estomac de la grenouille, qui ne diffère pas beaucoup, du reste, de celle de l'estomac des mammifères.

La tunique musculaire située immédiatement sous le péritoine, ne contient que des fibres annulaires ; au-dessous d'elles se trouve une couche assez épaisse de tissu conjonctif, puis la muqueuse comprenant l'épithélium, les glandes et une couche

musculaire mince composée de fibres longitudinales et transversales.

Les mouvements de l'estomac appartiennent-ils à la tunique muqueuse ou à la musculeuse ? Il y avait une cer-

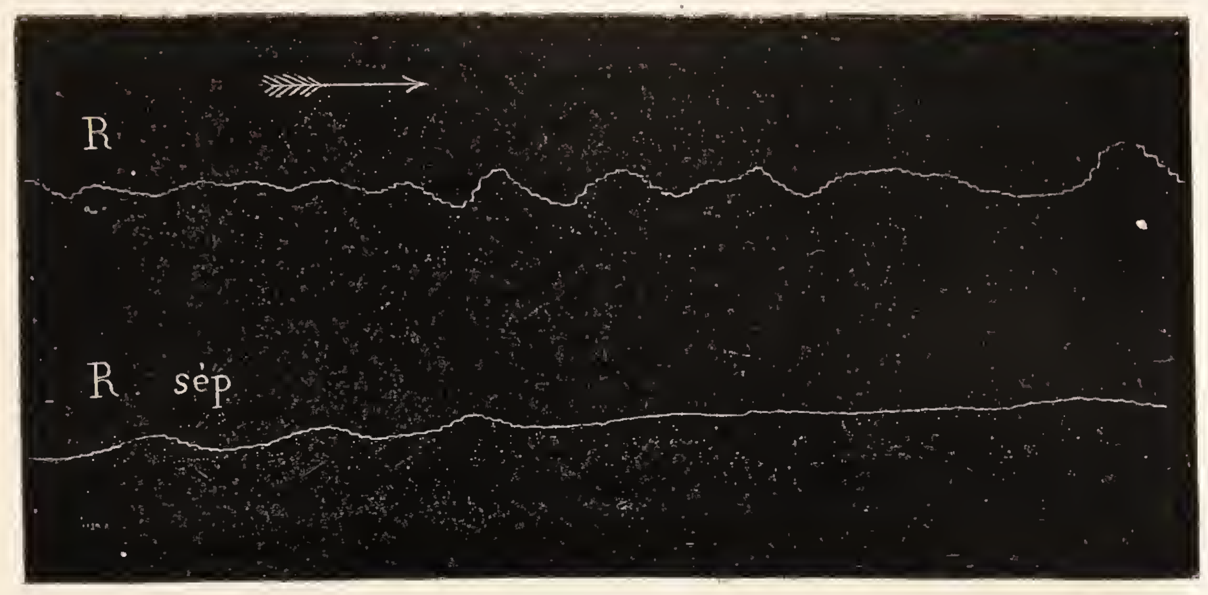


Fig. 85. — Grenouille. — Contractions spontanées du rectum. — R. Rectum en place. — R. *sép.* Rectum séparé de l'organisme.

taine audace à poser la question ; voici comment nous avons procédé pour la résoudre. L'estomac étant fendu dans sa longueur, on saisit avec deux pinces, d'une part



Fig. 86. — Rondelle d'estomac de grenouille. — Contractions spontanées.

la muqueuse, d'autre part la musculeuse et on les sépare sans trop d'efforts, surtout quand on fait cette dissection dans l'eau salée. L'eau salée a, en outre, l'avantage d'empêcher que l'irritation produite par la dissection soit trop intense ; cependant, même après que l'on a opéré sans le liquide, cette excitation persiste pendant assez longtemps,



Fig. 87. — Estomac de grenouille. — Contractions spontanées de la tunique musculeuse séparée de la muqueuse.

et la membrane musculeuse mise sous le myographe demeure immobile pendant un quart d'heure ou une demi-heure à peu près. Au bout de ce temps, on lui voit alors manifester des mouvements rhythmés, et, par l'examen du tracé, on se convainct que la membrane était pendant son repos en état de contraction tonique. Le tracé donné par cette membrane n'est pas, à beaucoup près, aussi régulier que celui de l'estomac, mais il présente très-manifestement une systole, une diastole et une pause.

Le mouvement rhythmé appartient donc à la tunique musculeuse. Quant à la tunique muqueuse, elle est trop mince pour que nous ayons pu songer à en prendre le tracé.

Mais quelle est l'origine de ces mouvements? Considérés à un point de vue très-général, ils offrent une grande analogie avec ceux du cœur, et cette analogie nous porte à chercher, dans les parois de l'estomac, des centres nerveux analogues à ceux que le cœur renferme dans les siennes.

Il y a déjà longtemps qu'Auerbach a décrit des plexus nerveux dans les parois musculeuses de l'intestin; pour cette raison, les plexus portent le nom de plexus myentériques ou d'Auerbach. Je n'ai pas à vous en décrire la structure ni la disposition en détail. Vous savez que dans l'intestin du

lapin, ils sont situés entre les deux tuniques musculaires sous forme de ganglions microscopiques reliés entre eux par des fibres nerveuses sans myéline.

Chez la grenouille, le même plexus existe dans tout le tube digestif. Dans l'estomac où il n'y a qu'une couche de fibres annulaires, il se trouve tout à fait à la surface, sous



Fig. 88. — Estomac de la grenouille. — Contractions électriques.

la séreuse, et cette disposition nous fait comprendre la rapidité d'action de certains agents irritants.

Ainsi, l'incitation du rhythme, c'est-à-dire ce qui fait que l'estomac séparé du corps continue à présenter des

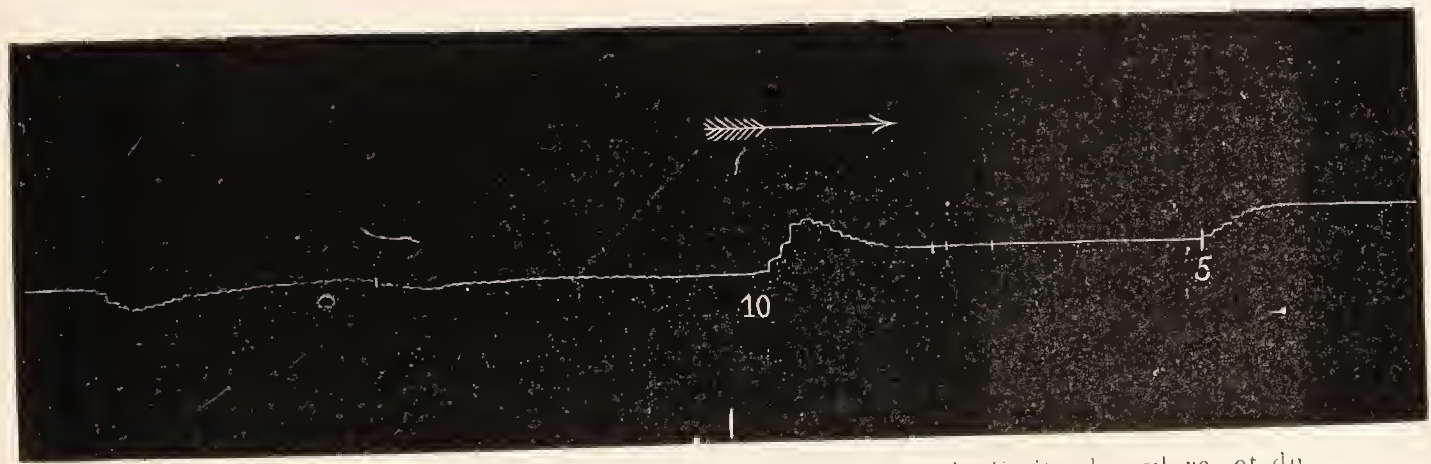


Fig. 89. — Excitation de l'estomac de la grenouille sur la limite du pylore et du duodenum. — en 10, excitation par un courant faible, — en 5, excitation par un courant fort.

mouvements, *à battre* en un mot, prend sa raison d'être dans ce fait que l'estomac possède des cellules ganglionnaires autonomes qui lui donnent l'incitation motrice créée *in situ*. Nous reviendrons sur ces cellules et sur leur action lorsque nous nous occuperons du système nerveux.

Il nous reste à rechercher maintenant l'influence des différents agents excitants sur les mouvements de l'estomac. Ces influences doivent être étudiées lorsque l'estomac est fatigué et que ses contractions sont séparées les unes des autres par de longues pauses ; autrement, il est impossible de distinguer si les contractions que l'on obtient sont spontanées ou provoquées.

Si, dans ces conditions, l'on pince le pylore, il se produit, au bout d'un certain temps, une contraction notée par le myographe ; il en est absolument de même si on pince la partie supérieure de l'estomac. L'irritation mécanique est donc apte à produire, contrairement à l'assertion de Van Braam, une contraction péristaltique et une contraction antipéristaltique.

L'excitation électrique, appliquée de la même façon, produit aussi une contraction. Dans un cas comme dans l'autre, la contraction est brusque, mais après la secousse électrique, la décontraction est beaucoup plus lente et le levier reste au-dessus de l'abscisse.

Si nous excitons l'estomac par des interruptions fréquentes du courant d'induction, comme nous l'avons fait pour le cœur, nous verrons que :

1° Un courant faible change le rhythme de l'estomac et diminue l'amplitude des contractions.

2° Un courant d'intensité moyenne donne une première contraction un peu élevée et maintient ensuite le style à une certaine hauteur au-dessus de l'abcisse, c'est-à-dire que le muscle ne se décontracte pas.

3° Enfin un courant fort fait contracter l'estomac et le maintient en contraction tonique persistante.

L'analogie de ces résultats avec ceux que nous avons obtenus en appliquant au cœur les excitations électriques est tout à fait frappante. Nous avons dans les deux cas la suppression du rhythme par la mise en jeu de la tonicité musculaire. On peut appliquer les mêmes considérations

à la contraction de l'intestin comme le montrent les tracés ci-joints :

Nous avons enfin à analyser l'action de la chaleur con-

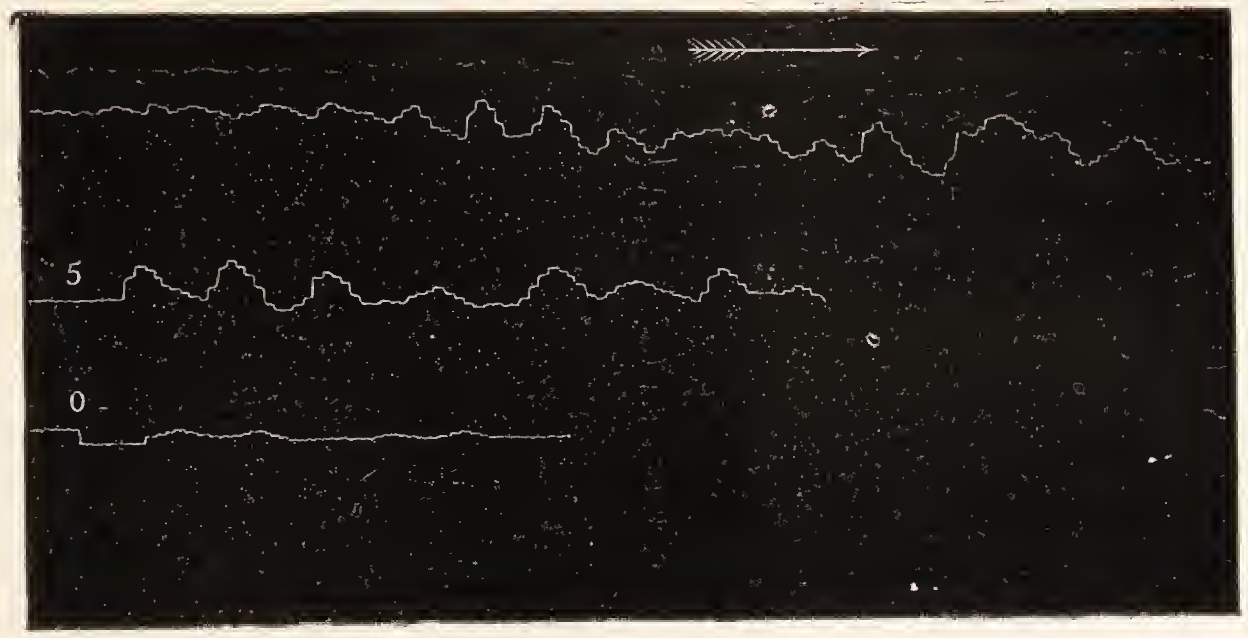


Fig. 90. — Grenouille : intestin grêle. — La ligne supérieure du tracé montre les battements spontanés. — En 5, excitation par un courant de moyenne intensité, — en 0, excitation par un courant très-fort.

sidérée comme excitant. Cette action a été étudiée par plu-

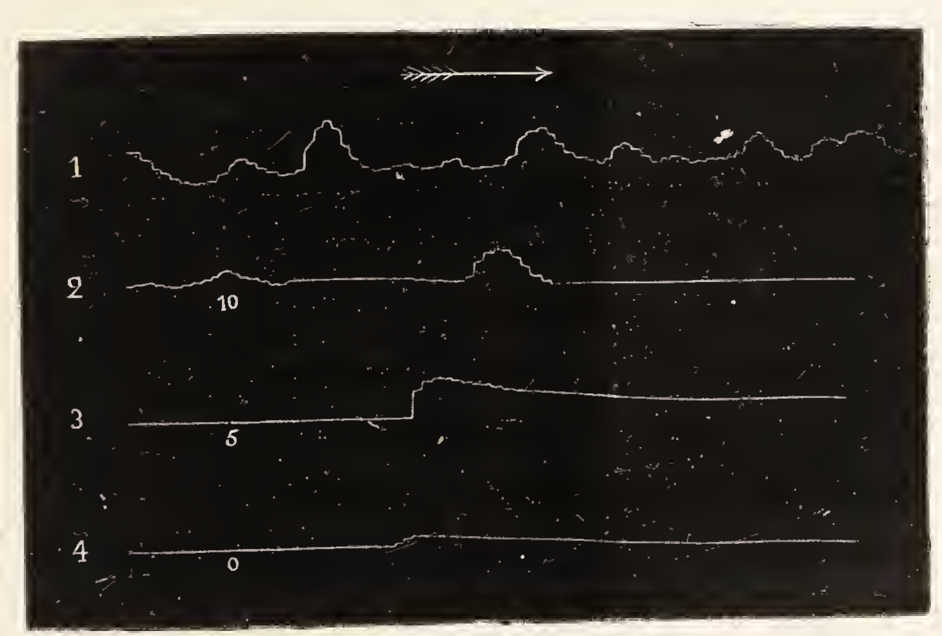


Fig. 91. — Duodenum. — 1. Contractions spontanées. — 2, 3, 4. Excitation par un courant croissant jusqu'au maximum d'intensité.

sieurs auteurs. Calliburcès, Marey, Schmulewitsch, pour en citer quelques-uns.

Je n'analyserai pas ces différents travaux.

Plus récemment Samkowy (arch. de Pflüger, 1874), en étudiant la même influence, est arrivé à cette conclusion singulière que les muscles lisses de la grenouille se contractent sous l'action du froid et se relâchent sous celle de la chaleur, tandis que pour les mammifères on observe régulièrement le phénomène inverse.

Avant d'apprécier cette observation et d'exposer les miennes, je vous ferai remarquer que l'on ne peut pas ainsi parler du froid et de la chaleur comme de quelque chose d'absolu ; et vous concevez facilement qu'une même température à laquelle est exposé un tissu, constitue pour celui-ci le chaud ou le froid, suivant que la température à laquelle il était exposé auparavant était moins ou plus élevée.

Ainsi, dans nos expériences, l'estomac, mis dans de l'eau à 5° se contracte ; placé dans de l'eau à 32° il se contracte encore. Le froid et la chaleur font donc également contracter les fibres musculaires lisses ? C'est que, dans cette question de mots, tout le monde a raison et tout le monde a tort. En réalité ce qui fait contracter la fibre musculaire lisse, c'est la *variation de température*, en plus ou en moins, en chaud et en froid, de même que c'est la variation d'état électrique donnée par une secousse de clôture ou de rupture qui détermine une contraction. Le tout revient à une question de *rupture d'équilibre*. Mais la contraction est-elle la même lorsqu'elle est déterminée par le chaud ou par le froid ? Immédiatement après l'action du froid (si on fait l'expérience avec l'estomac suspendu au tube capillaire et plongé dans de l'eau froide), on voit le liquide monter dans le tube indicateur, puis redescendre un peu, puis enfin rester immobile, à un niveau beaucoup plus élevé qu'auparavant. Le froid arrête donc ici le mouvement rhythmé, et maintient le muscle lisse en état de contraction tonique. — Il est probable qu'en hiver cette même température de 5° (qui constitue aujourd'hui pour nous un abais-



Fig. 92. — Estomac de grenouille.— *ch.* action de la chaleur. — 10, courant interrompu de force moyenne. — 5, courant interrompu fort. — 0, courant interrompu très-fort (maximum).

sement de 14° sur la température de la salle) ne supprimerait nullement le rhythme de la contraction stomacale. Si nous remettons maintenant l'estomac dans de l'eau à la température ambiante, le liquide va descendre un peu dans le tube capillaire, et le rhythme reparaîtra, comme vous pouvez le constater vous-mêmes. Plongeons enfin l'estomac dans de l'eau à 32° ; nous verrons s'opérer une contraction considérable, suivie immédiatement d'une décontraction ; puis nous observons une série de contractions rhythmées rapides et de peu d'amplitude dans lesquelles la décontraction a toujours plus d'amplitude que la contraction, de sorte que le niveau s'abaisse graduellement et par saccades, en décrivant comme les marches d'un escalier. Vous voyez donc par là, Messieurs, que la chaleur a diminué la tonicité musculaire, puisque le niveau de l'index descend constamment ; elle favorise et conserve au contraire la contractilité, puisque le rhythme continue à se produire.

Du reste, vous avez tous fait sans le savoir une expérience intéressante et simple qui vous mènera à la même conclusion. Observez vos propres réactions dans un bain froid ; au début vous aurez la chair de poule, ce qui revient à dire que les fibres musculaires lisses de la peau se contractent. Cette contraction tonique de la peau est même assez durable. Mais lorsque l'on entre dans un bain chaud, la

même impression première se produit régulièrement, la seule différence consiste en ce qu'elle ne persiste pas longtemps. La tonicité musculaire, en effet, n'est pas ici mise en jeu.

Ajoutons, avant de quitter ce sujet, que le curare n'exerce aucune action sur les mouvements rhythmés des muscles lisses. Nous avons obtenu chez les grenouilles curarisées des tracés semblables à ceux que nous ont donnés les intestins de grenouilles normales. Les fibres musculaires lisses sont donc sur ce point analogues aux fibres musculaires du cœur et diffèrent, au contraire, de ce que nous avons observé sur les cœurs lymphatiques.

Il nous reste à parler d'une question importante, celle du *temps perdu*. Quel que soit l'agent excitant, le *temps perdu*, c'est-à-dire le temps qui s'écoule depuis le moment de l'excitation jusqu'au moment où la contraction commence à se manifester, est relativement très-considérable. On peut en juger dès le premier abord, avant d'employer des mesures chronométriques exactes. Quand on pince un intestin ou un estomac, il s'écoule un intervalle assez long jusqu'au moment où on voit apparaître la première trace de la plaque de contraction. Il en est de même quand l'irritation est produite au moyen de l'électricité ou de la chaleur. Dans nos expériences, le temps perdu a varié entre deux et cinq secondes, suivant l'animal en expérience et suivant l'intensité de l'excitation. Plus cette intensité est considérable, plus le temps perdu diminue. Les différences que l'on constate ainsi sont si accusées qu'il ne serait d'aucune utilité de faire des mesures exactes.

A côté de cette question, s'en présente une autre, celle de l'étendue de la contraction, c'est-à-dire du retrait que la contraction fait éprouver au muscle. Nous avons excité un estomac de grenouille en un point dont nous avions auparavant mesuré le diamètre ; nous avons mesuré ensuite le diamètre de l'anneau dur produit par la contraction au-

niveau du point excité. Nous avons trouvé une différence variant dans le rapport de 12 à 5, c'est-à-dire de plus du double, lorsque nous employions une forte excitation. Le muscle revient donc sur lui-même de plus de la moitié de sa longueur.

En résumant ce que nous venons d'étudier en détail, nous voyons que les muscles lisses diffèrent des muscles striés en ce que le temps perdu est beaucoup plus grand, que la contraction est plus lente comme la décontraction, et que la diminution de longueur est plus considérable.

Trouvons-nous dans la structure des fibres musculaires lisses la raison de ces différences ?

Vous vous souvenez que la fibre musculaire lisse est constituée par des fibrilles dont la direction est parallèle à l'axe de l'élément. Ces fibrilles s'étendent dans toute la longueur de la fibre-cellule, de telle sorte que les marginales sont plus courtes que les centrales. Il nous a été impossible de distinguer quelque chose d'analogue aux stries transversales des muscles volontaires.

La fibrille du muscle lisse n'est donc pas l'analogue de la fibrille du muscle strié ; nous devons la considérer comme le représentant morphologique d'un des disques épais de la fibrille striée, c'est-à-dire comme un disque épais colossal. Serait-ce là, Messieurs, la cause de la lenteur de la contraction des fibres lisses ? Je suis disposé à le croire. Nous avons vu, en effet, que la contraction ne peut pas se produire sans combustion, par conséquent sans apport d'oxygène et que, d'autre part, elle donne lieu à des déchets qui doivent être éliminés. Or la fibrille musculaire lisse, c'est-à-dire l'élément contractile proprement dit a, par suite de ce que nous venons de dire, une surface beaucoup moins étendue par rapport à sa masse, que celle que possède le disque épais, considérablement morcelé par des plans de clivage transversaux qui multiplient sa surface à l'infini. Il en résultera que les échanges (qui s'opè-

rent naturellement toujours par les surfaces) s'effectueront avec beaucoup moins de facilité, et par conséquent les mouvements devront se faire avec beaucoup plus de lenteur dans la fibre musculaire lisse.

Quant à la grandeur de la contraction relativement à celle dont les muscles striés sont susceptibles, elle s'explique facilement. Dans la fibrille du muscle strié, une partie seulement est contractile, c'est le disque épais ; nous avons vu que le disque mince ne participe pas à la contraction, qu'il ne revient pas sur lui-même et ne diminue pas d'épaisseur. Il n'y a donc en réalité qu'une partie de la fibrille musculaire striée qui perd de sa longueur. La fibrille musculaire lisse est, au contraire, formée uniquement de substance contractile dans toute sa longueur ; il est très-concevable, par conséquent, qu'elle soit capable d'un retrait plus considérable.

Un fait sur lequel j'insisterai encore et sur lequel j'ai appelé déjà votre attention, c'est que les fibrilles musculaires sont groupées en faisceaux que nous avons appelés cylindres primitifs. Entre ces cylindres se trouve répandue de la substance protoplasmique. Il est probable que cette disposition a pour but de faciliter les échanges sans lesquels la réparation de la fibre musculaire serait impossible.

De même que dans les fibres musculaires striées, nous voyons ici le protoplasma répandu partout, occupant les intervalles des éléments spécialement destinés à la contraction, c'est-à-dire des cylindres primitifs. Il les unit et les sépare, en leur servant, pour ainsi dire, d'atmosphère, et en constituant le milieu actif dans lequel s'opèrent les échanges nutritifs, par lequel arrivent les matériaux de ces échanges, et au sein duquel sont expulsés les déchets.

TRENTE-UNIÈME LEÇON

Sommaire. — I. Etude des mouvements vibratiles ; historique succinct ; les mouvements vibratiles ont été connus avant que l'on eût la notion des éléments cellulaires qui les produisent. — Notion des cellules vibratiles points de l'organisme où on le rencontre. — Choix des objets d'étude. — II. Etude des cellules à cils vibratiles de l'œsophage de la grenouille, forme des cellules. — Constitution des éléments cellulaires. *a)* Corps de la cellule, protoplasma. *b)* Noyau. *c)* Cils vibratiles. *d)* Plateau qui les supporte. Rapports du protoplasma et des cils vibratiles ; observations de Valentin, d'Eberth, de Marchi. — Mode d'union des cellules vibratiles entre elles, ciment intercellulaire, rapports des cellules ciliées avec les caliciformes. — Etude des cellules vibratiles vivantes, retour de l'élément à la forme globuleuse, production des gouttes sarcodiques, mort de la cellule. Importance du retour de la cellule ciliée à la forme sphérique.

Messieurs,

Nous avons étudié jusqu'à présent le tissu musculaire à contraction brusque et volontaire, celui du cœur dont l'action est également brusque, mais non soumise à la volonté, enfin les fibres lisses qui, chez les animaux supérieurs, ne sont jamais volontaires. Il est des fibres-cellules qui sont, au contraire, soumises à la volonté chez un grand nombre d'animaux et notamment chez les mollusques ; j'aurai l'occasion de revenir plus tard sur ce sujet intéressant. Actuellement j'arrive à la description d'un autre élément contractile, doué de fonctions extrêmement importantes dans la série, la *cellule à cils vibratiles.*

Les mouvements des cils vibratiles ont été observés depuis longtemps. Déjà, à la fin du XVIIe siècle, ils étaient connus. Il suffit, en effet, de regarder avec une forte loupe les branchies de l'huître commune ou d'une anodonte, pour distinguer dans leur ensemble les mouvements vibratiles qui se produisent incessamment à la surface de ces organes. On voit alors se produire des courants très-nets dont la direction est constante ; et, le liquide dans lequel nage l'animal étant le plus souvent chargé de minimes particules étrangères, la marche de ces dernières est excessivement facile à suivre et indique la direction du courant.

Lorsqu'au lieu d'employer la loupe, on fait usage du microscope composé avec un faible grossissement (50 ou 60 diamètres, par exemple), le mouvement ciliaire devient extrêmement net, et on peut l'étudier avec profit. Cette première observation sommaire peut démontrer de plus que les mouvements des cils, et ces derniers eux-mêmes, sont liés à l'existence de cellules subjacentes.

Les anciens anatomistes ignoraient ce dernier détail, mais depuis nombre d'années, l'on a reconnu l'existence de cellules ciliées, et l'on a d'abord étudié leur distribution dans les organes.

Les cellules vibratiles existent, en effet, dans certaines parties déterminées du système respiratoire, du système génital, et sur bien d'autres points encore. Je passe rapidement sur cette énumération que vous pourrez compléter en consultant l'un quelconque des traités classiques. J'arrive à l'étude analytique, et je prendrai pour objet de cette dernière un organe que chacun peut se procurer facilement, en tout temps : l'œsophage de la grenouille commune.

Il suffit de racler, à l'aide d'un scalpel, le pharynx d'une grenouille, et de dissocier dans l'eau le produit de ce raclage, pour obtenir une préparation très-instructive. L'é-

pithélium dissocié est recouvert d'une lamelle ; on lute à la paraffine, et on observe avec un grossissement d'environ 300 diamètres. Les cellules se voient difficilement, mais ce que l'on remarque d'abord, c'est un mouvement gyratoire incessant qui entraîne dans la préparation de petits blocs irréguliers hérissés de cils en mouvement. Sur les points où la dissociation est restée imparfaite, on voit de grands îlots dont la surface est hérissée de cils qui s'agitent incessamment. Si l'on examine de plus près la forme des blocs isolés, on les voit présenter une configuration irrégulièrement cubique, les cils vibratiles n'occupant qu'un des plans-côtés du cube. On conclut de là tout d'abord que ce revêtement épithélial de l'œsophage était pavimenteux chez la grenouille (Kölliker, première édition française) ; il n'en est rien cependant.

Pour observer la véritable forme des cellules ciliées, il est nécessaire d'employer des réactifs qui les fixent dans leurs contours en même temps qu'ils les dissocient. Les meilleurs qu'on puisse employer sont le sérum iodé et l'alcool au tiers. Le second doit être employé surtout lorsqu'on veut ensuite colorer les cellules.

Un minime fragment de l'œsophage de la grenouille est immergé pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers ; si, au bout de ce temps, on l'agite dans une goutte de picro-carminate d'ammoniaque, à 1 pour 100, les cellules ciliées se répandent dans le liquide additionnel et s'y colorent rapidement. La préparation est recouverte d'une lamelle et bordée à la paraffine. On voit alors que les cellules à cils vibratiles ne sont nullement pavimenteuses, mais présentent une forme prismatique. Elles ne sont autre chose qu'une variété de ce que l'on nomme improprement l'épithélium cylindrique. Nous conserverons cette dénomination en l'appliquant, comme on le fait d'ailleurs communément aujourd'hui, à tout épithélium formé de cellules épaissies et plus hautes que larges.

Nous avons à distinguer dans ces cellules une masse protoplasmique, un noyau, des cils vibratiles, et un plateau cuticulaire qui les supporte.

A. *Corps cellulaire.* — Le corps de la cellule se montre sous la forme générale d'une pyramide à quatre ou six pans. Les faces latérales sont dues à la pression réciproque exercée par les éléments les uns sur les autres. La base de la pyramide est située du côté de la cavité œsophagienne et porte les cils; son sommet, plus ou moins irrégulièrement dentelé, sert de base d'implantation à l'élément. Parfois, l'axe de la petite pyramide formée par la cellule, est légèrement incurvé; cela tient simplement à ce que l'élément considéré était adjacent à une cellule globuleuse, caliciforme, et destinée à la sécrétion du mucus, intercalée aux éléments ciliés. Le protoplasma est entièrement transparent et homogène lorsqu'il est vivant, parfois sa masse est semée de granulations graisseuses, notamment pendant l'hiver. En un mot, la substance protoplasmique est brillante, très-réfringente, ne laissant point voir de noyau distinct dans son intérieur. Ceci tient simplement à ce que, dans l'élément vivant, le noyau possède exactement la même transparence et le même indice de réfraction que le reste de la cellule. Sous l'influence du picrocarminate d'ammoniaque, la

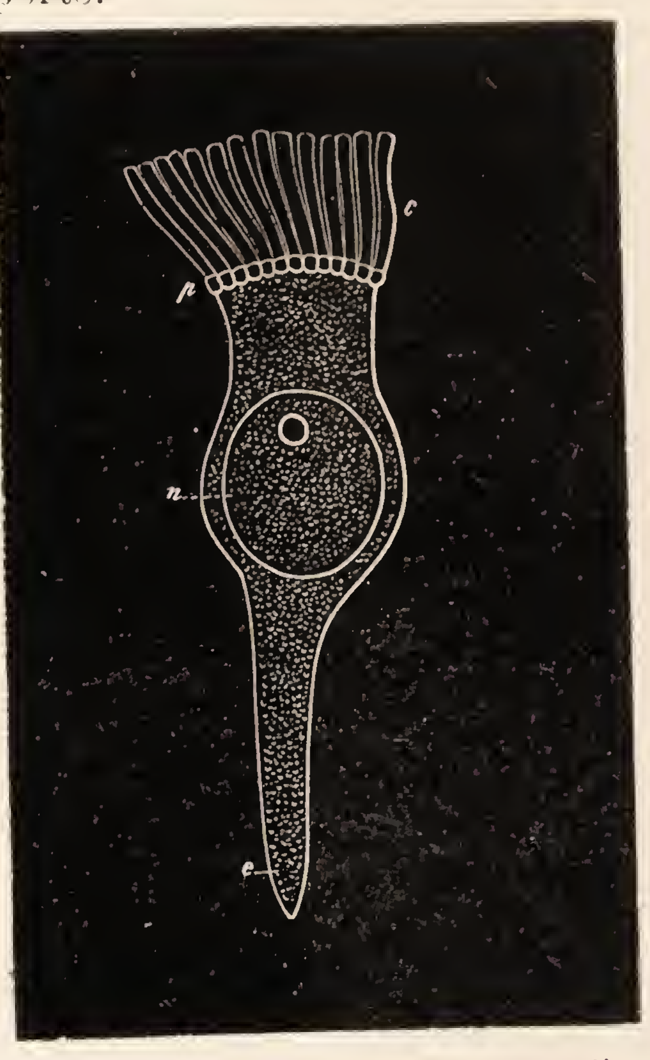


Fig. 93. — Cellule épithéliale à cils vibratiles. c, — cils, — q, plateau strié — n, noyau. l, extrémité pointue de la cellule.

substance protoplasmique se colore légèrement en jaune et devient finement granuleuse. Mais ici, une question se présente; existe-t-il à la périphérie du corps cellulaire une membrane continue l'enveloppant, et en faisant une cellule telle que la comprenait Schwann ? Je ne le pense pas; jamais, en effet, je n'ai pu distinguer, sur le pourtour de l'élément, le double contour caractéristique d'une production membraneuse.

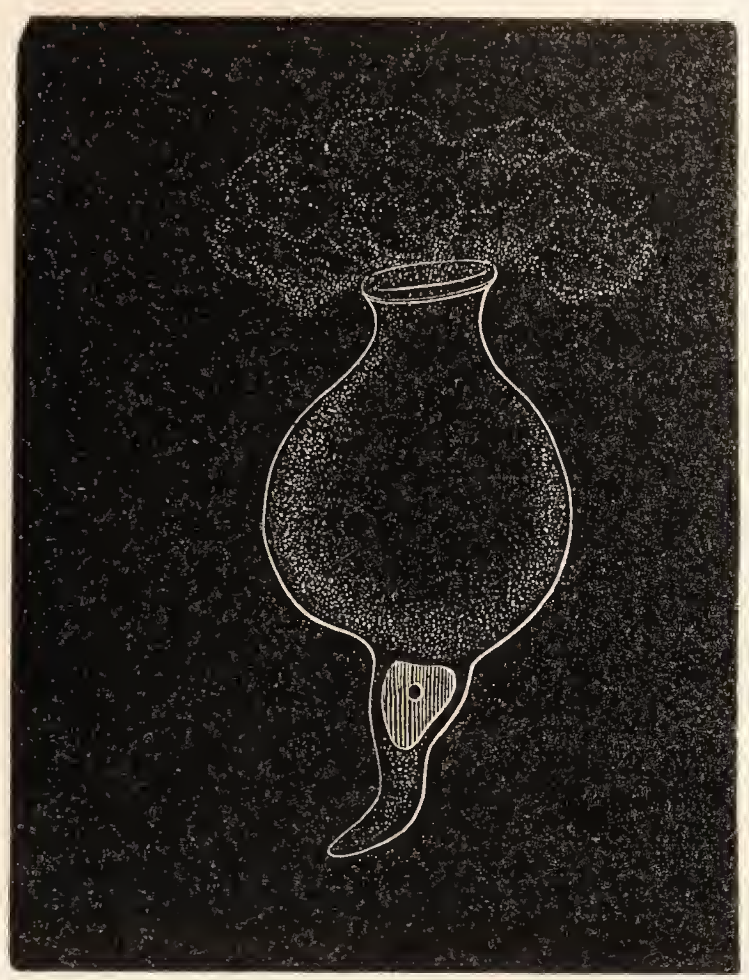


Fig. 94. — Cellule caliciforme expulsant son mucus par son orifice permanent.

Il s'agit ici, certainement, d'une cellule limitée simplement par son protoplasma et non point par une production particulière. Les réactifs colorants tels que les sels d'aniline qui, après l'action de l'alcool au tiers, mettent en évidence le double contour de globules rouges du sang des amphibies, n'exercent sur la cellule à cils vibratiles aucune action analogue. J'en conclus que la membrane limitante, admise par certains auteurs, n'a pas d'existence réelle, puisqu'aucune méthode ne m'a permis de l'apercevoir.

B. *Noyau.* — Chaque corps cellulaire renferme un noyau qui, sur les préparations traitées par le picro-carminate d'ammoniaque, paraît nettement coloré en rouge. Ce noyau est ovalaire, son grand axe se confond avec celui de la cellule, il renferme un nucléole distinct. Il est ordinairement situé au milieu de la masse protoplasmique, et,

dans les cellules vibratiles de l'anodonte, étudiées par Marchi et mesurant de 40 à 60 μ dans leur hauteur sur 8 à 12 μ de large, sa longueur est généralement de 10 à 12 μ.

C. *Cils vibratiles.* — Ils sont difficiles à observer nettement sur les cellules vivantes, à cause de leur activité incessante; mais dès que la cellule est morte, les mouvements s'arrêtent. Tandis que pendant la vie les cils sont disposés obliquement par rapport à l'axe de la cellule, ils se montrent, après la mort, parallèles à cet axe et implantés perpendiculairement à la surface libre. On les voit faire saillie au dehors comme les poils d'une brosse. Le picro-carminate d'ammoniaque les colore en jaune, le bleu d'aniline les teint en bleu ; ceci revient à dire qu'ils présentent exactement les mêmes réactions microchimiques que le protoplasma cellulaire. Ils se distinguent néanmoins de ce dernier, même après la mort et l'action des réactifs, par un éclat particulier et une homogénéité qui leur donne un aspect analogue à celui qu'offre la substance musculaire des fibres lisses.

D. *Plateau.* — Entre la ligne d'insertion des cils vibratiles et le protoplasma cellulaire, il existe une sorte de disque que l'on appelle le plateau. Ce plateau recouvre toute la surface libre de la cellule; les cils sont implantés sur lui comme une série de bâtonnets parallèles. Le plateau présente un double contour net. Le picro-carminate d'ammoniaque le laisse absolument incolore; inversement le bleu d'aniline soluble dans l'eau et employé à l'état de solution concentrée le teint énergiquement. Si la coloration a été effectuée rapidement et s'est opérée en saisissant l'élément, pour ainsi dire, le plateau se teint avant tout et paraît seul coloré. Ses réactions sont donc toutes différentes de celles du protoplasma d'une part, et, de l'autre, de celles des cils vibratiles qu'il supporte.

Mais nous devons nous demander actuellement, Mes-

sieurs, quelles sont les relations existant entre les cils vibratiles et le corps cellulaire proprement dit. En d'autres termes, les cils sont-ils purement et simplement une émanation du plateau sur lequel ils sont implantés, ou bien une production du protoplasma dont ce plateau semble au premier abord les séparer? Il y a longtemps que cette question a été posée, et beaucoup d'histologistes pensent que les cils vibratiles ne sont qu'un prolongement du protoplasma cellulaire. Valentin, le premier, a exprimé cette opinion et y a insisté, mais il n'a point donné de preuve convaincante de son assertion. Depuis lors, Eberth et surtout Marchi, un de ses élèves, sont allés plus loin encore. D'après le dernier d'entre eux, l'on pourrait voir, sur le revêtement cilié des branchies de l'anodonte, les cils vibratiles pénétrer et se continuer à travers le protoplasma granuleux jusqu'au noyau de la cellule. Je n'ai jusqu'ici pas encore pu me procurer d'anodonte pour contrôler l'assertion de Marchi, mais chez la grenouille et les mammifères, quelque méthode que j'aie employée, je n'ai jamais pu voir les cils dépasser les limites inférieures du plateau. Par contre, j'ai pu observer sur les cellules vibratiles de la trachée du cochon d'Inde, fixées dans leur forme par l'action de l'alcool au tiers et colorées par une solution faible de bleu d'aniline, les quelques faits suivants que je vais vous exposer.

Les cellules vibratiles de la trachée du cochon d'Inde (*Fig. 95*) sont cylindro-coniques, très-peu hautes, un gros noyau occupe presque tout leur intérieur et se colore plus énergiquement que le reste de l'élément. Les cils vibratiles ne sont nullement colorés, le plateau, au contraire, est teint en bleu intense. En examinant ce dernier attentivement à l'aide d'une lentile à grand angle d'ouverture, j'ai constaté que la ligne bleue du plateau est interrompue par une série de grains incolores. Au niveau de chaque grain s'insère un cil qui se continue avec lui ; ce grain ne semble

être que la base renflée du bâtonnet ciliaire. Il résulte de là que les cils traversent au moins le plateau. Ils sont donc contigus par leur base renflée, avec le protoplasma cellulaire. Mais je dois avouer qu'il m'a été absolument impossible de suivre les bâtonnets formés par les cils dans l'épaisseur de la masse protoplasmique. L'assertion de Marchi ne doit donc pas être acceptée pleinement sans vérification ultérieure.

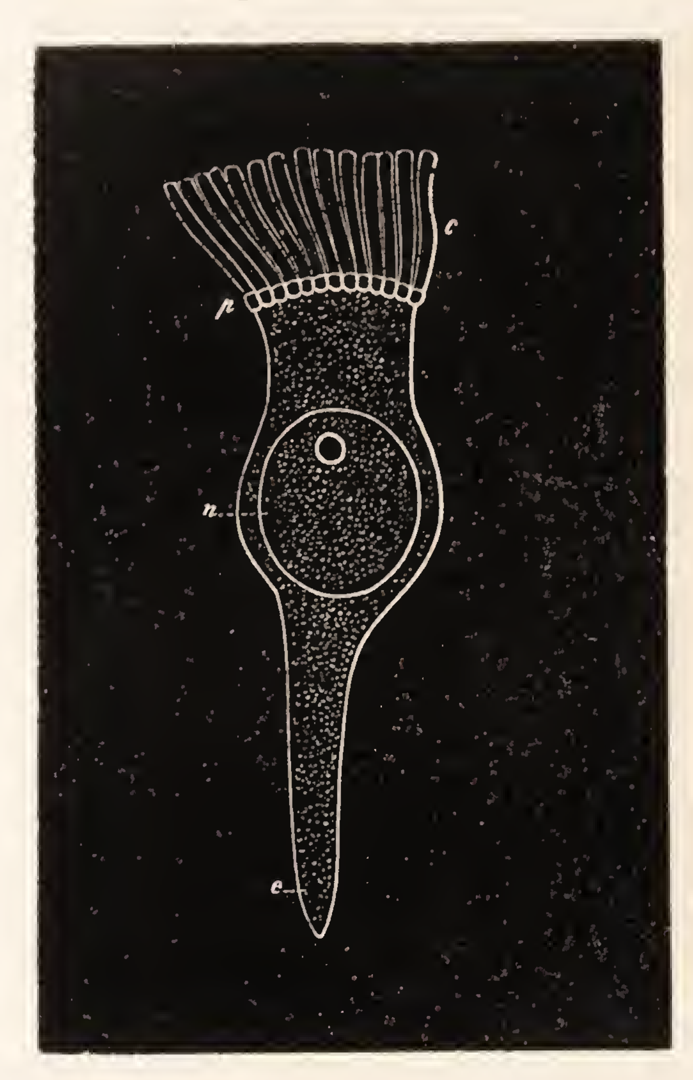


Fig. 95. — Cellule épithéliale à cils vibratiles, — *c*, cils — plateau strié, — *n*, noyau, — *l*, extrémité pointue de la cellule.

E. *Mode d'union des cellules vibratiles.* — Les cellules vibratiles sont disposées comme les épithéliums, c'est-à-dire qu'elles forment une couche de revêtement privée de vaisseaux et dont les éléments sont soudés à l'aide d'un ciment qui les unit et les sépare. Rarement elles sont indéfiniment contiguës les unes aux autres de manière à constituer une surface homogène. Entre elles, sont intercalées des cellules particulières destinées à la sécrétion du mucus. Ces dernières sont des éléments de forme tout à fait spéciale, elles sont ouvertes à la surface par un véritable goulot, et ce goulot conduit dans une cavité creusée dans la cellule et qui contient un globe de mucus. Le noyau, plongé dans une mince zone protoplasmique granuleuse, est refoulé vers la base de l'élément. Il résulte de cette disposition que la cellule à mucus offre une forme globuleuse; elle est renflée en urne et occupe les

intervalles des cellules ciliées qui lui sont adjacentes et qui l'entourent. Sur des coupes minces de l'œsophage de grenouille, pratiquées perpendiculairement à la surface après l'action successive de l'alcool, de la gomme et de l'alcool, on peut voir les rapports des cellules ciliées et des cellules à mucus. Les cellules cylindriques s'incurvent pour entourer les caliciformes et prennent la configuration légèrement recourbée qui a été indiquée plus haut. Pour étudier les rapports suivant la surface, il convient d'imprégner la muqueuse œsophagienne par le nitrate d'argent à 1 p. 300. La muqueuse est lavée à l'eau distillée, traitée par la solution d'argent, lavée de nouveau et abandonnée pendant quelques heures dans un grand cristallisoir rempli d'eau distillée. Au bout de ce temps, l'épithélium se détache largement, par plaques, sous l'action des aiguilles ou du pinceau. Ces plaques desquamées sont recueillies, étalées sur une lame de verre et montées dans la glycérine. L'on constate de cette façon qu'à la surface les cellules ciliées sont soudées par un ciment occupant l'intervalle de leurs plateaux. Elles ont une forme assez régulièrement polygonale; au niveau des cellules caliciformes, l'on voit les plateaux des cellules adjacentes présenter un segment de ligne courbe. Toutes ces courbes s'unissent pour circonscrire l'o-



Fig. 96. — Cellule caliciforme expulsant son mucus par son orifice permanent.

rifice béant de la cellule à mucus qui présente une configuration régulièrement circulaire. Les cellules caliciformes sont donc véritablement intercalées aux cellules ciliées; quand on abaisse l'objectif, on voit dans la profondeur se dessiner, sous forme d'un large cercle, la coupe optique de la portion renflée de l'élément mucipare.

Je n'insiste pas davantage sur ces faits, je passe à l'étude des cellules vibratiles vivantes, étudiées soit dans l'humeur aqueuse, soit dans le sérum du sang de la grenouille, soit encore dans l'eau salée à 6 pour 1000. Ces réactifs peuvent être choisis indifféremment, car ils donnent des résultats absolument identiques. La surface de l'œsophage est raclée à l'aide du scalpel, une lamelle est placée sur la préparation convenablement dissociée dans l'un des réactifs précités, et la préparation est bordée à la paraffine. Les cellules ciliées sont ici observées vivantes et isolées. Les unes se meuvent activement, elles offrent une forme un peu moins allongée que celles qui sont restées en place liées les unes aux autres; on voit leurs cils s'incliner et se redresser successivement. Le plateau paraît sous forme d'une ligne claire à double contour, la masse protoplasmique est homogène et d'aspect vitreux. D'autres cellules, tout à fait identiques, d'ailleurs, aux premières, ont des cils qui se meuvent très-lentement, ou qui restent immobiles. Si l'on prolonge l'observation de ces dernières, on voit bientôt les cils s'arrêter définitivement; puis brusquement le noyau paraît au centre de l'élément, cette apparition du noyau montre que la cellule est morte, on peut continuer à l'observer, elle ne bougera plus. Bientôt, dans cette cellule arrondie, et au sein du protoplasma, se montrent des granulations fines. Les contours, nettement accusés par des plans et des arêtes sont pour toujours fixés dans leur forme. Inversement, les éléments qui continuent à vivre prennent peu à peu la forme globuleuse. Les cils qui étaient d'abord rangés pa-

rallèlement sur un plateau bien net divergent les uns des autres à la façon des plumes d'une aigrette et se répandent comme une couronne sur tout le pourtour de l'élément devenu globuleux. Le plateau cesse alors complétement d'être visible; en même temps l'on voit se produire tout autour des cellules de petites gouttelettes transparentes d'une grande pâleur, et qui s'échappent du corps cellulaire pour se disposer alentour d'elles comme une couronne de petites perles ou comme les grains d'un chapelet. Ce sont des excroissances sarcodiques.

Il résulte de ce qui précède que les cellules à cils vibratiles, isolées les unes des autres, tendent à revenir sur elles-mêmes et à se contracter de façon à prendre la forme sphérique. Ce fait, tout simple à observer qu'il soit, n'a cependant été signalé nulle part, je ne l'ai moi-même observé que dans ces derniers jours ; il est constant, et vous verrez dans la leçon qui va suivre quelle est son importance relativement à la théorie des mouvements des cellules épithéliales à cils vibratiles.

TRENTE-DEUXIÈME LEÇON

Sommaire. — I. Etude physiologique des mouvements des cils vibratiles ; état actuel de la question ; le cheminement des poussières dans un sens constant est en contradiction avec les théories actuelles du mouvement vibratile. — Disposition de l'œsophage de la grenouille pour l'observation ; les grains colorés se meuvent dans le sens de l'inclinaison des cils. — Etude d'un lambeau de muqueuse isolé ; la déformation lente, sa cause. — Etude du mouvement ciliaire ralenti par la fatigue ; inflexion du cil en son milieu. — Le mouvement des cils n'est pas simultané ; effet moiré produit par ce mouvement à la surface, son explication. — Action des divers excitants sur le mouvement ciliaire ; le cil détaché du plateau ne se meut plus. — Influence de la chaleur ; méthode de détermination de la vitesse du mouvement en fonction du temps, appareil et expérience. — Etude du mouvement ciliaire par la méthode graphique ; appareil enregistreur, résultats. — Influence de l'électricité sur les mouvements des cils. — II. Mouvements amiboïdes : le globule blanc du sang et de la lymphe de la grenouille se comporte comme une amibe ; excitation des mouvements par la chaleur, mort des globules entre + 42° et + 43°. — Action de l'électricité. — Comment se contracte un globule blanc. — Analogies et différences. — Résumé général.

Messieurs,

Nous allons aborder maintenant l'étude des mouvements des cils vibratiles. C'est là une question qui, malgré son apparente simplicité, est encore jusqu'à présent restée assez obscure. Certains auteurs disent, en effet, que les cils en mouvement ne s'inclinent que d'un côté ; d'autres que leurs battements sont analogues aux oscillations pendulaires. Cette dernière opinion est complétement ruinée par

le fait bien connu de la progression des poussières, à la surface des membranes ciliées, dans un sens déterminé toujours le même. L'on peut suivre ce mouvement à l'aide d'un grossissement faible, et l'on voit alors voyager les grains, transportés dans un sens dont la direction est constante. Au niveau des points où les cils vibrent et commencent leurs mouvements, l'on observe une ligne oscillante à partir de laquelle, et dans le sens du mouvement, se propage une onde qui, en passant sur la membrane, produit un effet de moire. Cette onde se termine en arrière par une ligne oscillante semblable à celle qui la précède. Mais cette analyse est grossière, et pour bien observer les phénomènes, il convient d'examiner une membrane à cils vibratiles, telle que l'œsophage de la grenouille, par exemple, en la pliant suivant sa longueur et en observant la coupe optique du pli que l'on a formé de cette façon.

La raison de ce dispositif est simple; si l'on observe la membrane placée de champ, l'on ne voit les cils qui la hérissent qu'en projection horizontale, c'est-à-dire sous forme de grains. Si, au contraire, on a plié la muqueuse dans sa largeur, les cils ne se voient qu'imparfaitement encore, parce qu'ils vibrent dans le plan longitudinal. C'est pourquoi le pli formé suivant ce plan permet de les observer de profil sans que l'on soit gêné par les images superposées de leurs coupes optiques.

Si l'on dispose, sur une pareille membrane, des grains colorés facilement reconnaissables, tels que ceux du vermillon de Chine, par exemple, on les voit marcher dans un sens identique qui est toujours celui de l'inclinaison normale des cils vivants. Ceci revient à dire que les granulations sont portées dans la direction vers laquelle semblent s'incliner les cils au repos. Si, au lieu d'examiner l'œsophage dans son entier, on l'a coupé en fragments minuscules, ces fragments éprouvent, au bout de peu de temps, une déformation singulière : ils se courbent en un croissant,

dont la face profonde de la muqueuse excisée occupe la concavité. Les deux extrémités de ce croissant arrivent peu à peu à se rejoindre, et le fragment prend alors l'aspect d'un anneau, cilié à sa périphérie, et animé d'un mouvement giratoire qui s'exécute toujours dans le même sens, c'est à savoir de droite à gauche si l'on examine le lambeau cylindrique ainsi formé par sa face supérieure. Ce mouvement se conçoit et tient au sens constant de l'inclinaison des cils.

Si maintenant nous considérons une cellule complétement isolée, nous la voyons ordinairement animée d'un mouvement giratoire rapide, difficile à analyser dans les détails. On n'y parviendrait pas sur une cellule très-vivante et possédant toute l'activité de ses mouvements; il faut attendre que ces derniers se ralentissent, ce qui arrive au bout d'un temps relativement court. L'on constate alors que le mouvement ciliaire est à la fois pulsatile et saccadé; c'est-à-dire qu'il arrive un moment où ce mouvement se produit par coups successifs offrant des phases rhythmées.

On pouvait comparer ces phases aux périodes de la contraction cardiaque et leur décrire une systole et une diastole. Quand la cellule ciliée n'offre plus environ qu'un battement par seconde, son mouvement giratoire est d'une lenteur extrême et l'analyse des mouvements de ses cils est relativement facile. Je ferai observer d'abord que le corps de la cellule tourne dans le liquide additionnel en sens inverse de la direction des battements du cil, ceci revient à dire que, si les cils s'inclinent en vibrant du côté gauche de l'observateur, la cellule tourne de gauche à droite de façon que, si l'on prolongeait la direction des deux mouvements, ils se rencontreraient dans celle de la progression des poussières placées à la surface ciliée.

Quant aux mouvements propres de chaque cil ils offrent trois stades : 1° Pendant le repos le cil est incliné sur l'axe de l'élément et forme avec ce dernier un angle aigu dont

l'ouverture est dirigée dans le sens du mouvement; 2° pendant l'action, le cil se recourbe à sa partie moyenne, s'infléchissant comme un fouet qui vibre et se cambrant à sa partie médiane, à peu près à la façon d'un homme qui s'arquebоute contre un plan résistant pour le pousser; 3° en revenant au repos, le cil reprend sa position angulaire première et la conserve jusqu'au retour d'un nouveau mouvement. Mais ici une question se présente : le mouvement des cils vibratiles est-il, dans tous les points d'une membrane ciliaire, successif ou simultané?

Kühne, qui a étudié les mouvements ciliaires et a essayé de les modifier par l'action de différents gaz, est de ce dernier avis. Chacun admet aujourd'hui avec lui la simultanéité des mouvements ciliaires ; cette opinion est cependant absolument fausse. *Les cils vibrent successivement*, et un premier fait qui conduit à admettre qu'il en est ainsi, est l'observation d'une cellule munie de cils vibratiles agissant isolément. Quand les mouvements se ralentissent et que l'on observe la cellule sur sa tranche, on voit passer rapidement au-dessus de son plateau le reflet moiré caractéristique, indicateur du mouvement des cils. Ce reflet commence à paraître sur un bord pour finir au bord opposé. Si l'on observe des cellules placées en série, l'aspect moiré se propage rapidement d'une cellule à sa voisine et ainsi de suite. Lorsqu'enfin la cellule est fatiguée et que ses cils se meuvent un à un, on les voit s'incurver les uns après les autres, produisant une apparence analogue à celle que présentent les pages d'un livre que l'on parcourt en l'effeuillant.

La question est donc absolument jugée par ces observations, et dans un sens contraire à celui indiqué par Kühne. Nous pourrions maintenant discuter cette autre question, c'est à savoir de déterminer le point précis où le mouvement ciliaire propagé prend son origine. L'origine du mouvement est-elle au pôle buccal ou œsophagien du plateau

cellulaire? Je dois ici vous avouer, Messieurs, que cette question n'est nullement résolue. Avec un peu de soin et de méthode elle pourrait l'être cependant et c'est là un point de recherches que je dois vous signaler.

Quand les mouvements ciliaires d'une cellule se ralentissent, on peut saisir le moment précis où ils se suspendent définitivement. Ils ne s'arrêtent pas d'ordinaire simultanément tous ensemble ; certains sont suspendus déjà quand les cils adjacents se meuvent encore faiblement. Il serait inexact de croire que la cellule ciliaire est alors morte à moitié; les cils immobiles ne sont d'abord que paralysés. On peut, en effet, réveiller leurs mouvements soit à l'aide de la chaleur, soit en faisant passer dans la préparation, à l'aide du porte-objet électrique, de faibles secousses d'induction. Il peut même arriver que, sur une cellule encore vivante, un certain nombre de cils deviennent caducs, se détachent ; et cependant les cils restés en place continuent à se mouvoir. Mais les cils détachés du plateau resteront indéfiniment immobiles, ainsi que Kühne et la plupart des observateurs l'ont indiqué depuis longtemps. Je puis ajouter qu'ils sont bien morts, car ils sont désormais inexcitables; ni la chaleur, ni l'action de l'électricité ne les pourront réveiller de nouveau. Ce fait est important, car il montre que l'organe contractile dégagé de ses connexions cellulaires est désormais incapable d'engendrer le mouvement.

Messieurs, les cils vibratiles, qui présentent des mouvements si réguliers et dans un sens si parfaitement déterminé, paraissent cependant complétement anhistes. Examinés avec l'objectif n° 12 à immersion de Hartnack, c'est-à-dire avec une lentille au-delà de laquelle aucun détail parfaitement net ne peut être observé, ils m'ont paru homogènes. Pourtant le raisonnement conduit à penser que l'un des bords du cil, celui qui s'infléchit quand se produit l'incurvation médiane, ne doit pas être constitué

de la même façon que le bord opposé. Peut-être un jour, par l'action combinée des réactifs coagulants et des matières colorantes, pourra-t-on arriver à faire du moins avancer cette question, aujourd'hui encore complétement obscure.

Mais quel rapport existe-t-il entre le mouvement ciliaire et le mouvement musculaire proprement dit? Il est encore difficile de pénétrer dans cette question. Kühne a étudié comparativement l'action des différents gaz sur les cils vibratiles et sur les muscles; Engelmann a fait la même chose pour l'électricité; Calliburcès pour la chaleur.

Quant à ce qui regarde l'action des gaz, nous pouvons facilement acquérir quelques données.

Les cellules à cils vibratiles de l'œsophage d'une grenouille sont enlevées à l'aide du scalpel, dissociées dans une goutte d'humeur aqueuse du même animal, recouvertes d'une lamelle, de façon qu'aucune bulle d'air ne reste comprise entre les deux verres; la préparation est fermée à la paraffine, et, par surcroît de précautions, les quatre lignes de paraffine sont enduites d'huile, afin que l'air ne pénètre pas. Dans ces conditions, le mouvement ciliaire continue, puis va s'affaiblissant, enfin, au bout de vingt-quatre heures, il s'arrête définitivement. Les noyaux apparaissent alors dans les cellules, indiquant que ces dernières ont cessé de vivre. Quelques-unes sont seulement paralysées, se montrent à l'état de globes homogènes dans lesquels on ne voit pas le noyau, et, si l'on fait pénétrer à ce moment quelques bulles d'air dans la préparation, on les voit reprendre leur activité. Nous pouvons donc conclure de ces faits que, chez certaines cellules, la privation d'oxygène a amené l'asphyxie complète et la mort, chez d'autres un état semi-asphyxique qui ne cesse que lorsque l'oxygène est restitué.

Si, au lieu de procéder comme il vient d'être dit, l'on a renfermé les cellules ciliées dans le porte-objet-chambre-

humide, les cellules les plus voisines de la rigole d'air ont, au bout de vingt-quatre heures, conservé leurs mouvements, celles de la zone moyenne sont immobiles, celles de la zone centrale montrent leurs noyaux distincts, ce qui signifie qu'elles sont mortes. Le fait qui ressort clairement de ces expériences est que l'*oxygène est nécessaire au fonctionnement de la cellule ciliée, comme il est nécessaire à celui du muscle.* On peut faire une expérience analogue en soumettant les cellules ciliées à l'influence de l'acide carbonique.

Kühne avait fait construire, à cet effet, des porte-objets à gaz sur des indications fournies par Recklinghausen. Ils consistaient en des tubes sur le trajet desquels était interposée une ampoule en forme de sablier, et dont l'étranglement était assez mince pour être observé au microscope à l'aide de forts objectifs. Dans la demi-ampoule supérieure était introduite une bouillie de cellules à cils vibratiles dissociées dans l'humeur aqueuse ; un certain nombre de ces cellules pénétraient par capillarité dans la portion rétrécie unissant les deux ampoules, et pouvaient être observées sans trop de difficultés.

L'une des extrémités du tube communiquait avec un appareil générateur du gaz acide carbonique.

Actuellement, l'on possède des porte-objets à gaz beaucoup moins compliqués, vous les trouverez décrits dans les livres de technique. Quoi qu'il en soit, si l'on fait passer sur des cellules ciliées qui vivent et se meuvent régulièrement, un courant d'acide carbonique, le mouvement ciliaire est arrêté rapidement ; ni l'hydrogène, ni l'azote, ni aucun des gaz inertes ne produisent cet effet rapide. L'action de l'acide carbonique est, du reste, identique à celle de tous les acides faibles ; comme ces derniers, il arrête les mouvements des cils, mouvements que l'on peut, du reste, régénérer par l'action des substances faiblement alcalines.

Je dois vous signaler encore une expérience intéressante de Kühne. Il mélange des cellules à cils vibratiles de la grenouille avec du sang défibriné du même animal, lutte la préparation et observe. Les mouvements ciliaires continuent, et, tant qu'ils subsistent, on peut constater à l'aide du microspectroscope que l'hémoglobine du sang inclus est encore oxygénée. Elle donne, en effet, dans ces conditions, les deux bandes d'absorption caractéristiques. Mais lorsque l'hémoglobine du sang est complétement réduite et ne présente plus qu'une bande d'absorption large et unique, les mouvements ciliaires s'arrêtent complétement. Les cellules à cils vibratiles absorbent donc activement l'oxygène, puisqu'elles extraient ce gaz de sa combinaison avec l'hémoglobine. Quant à l'action des acides et notamment de l'acide carbonique, elle ne doit point se confondre avec celle des gaz inertes ; c'est là probablement une action toxique, puisque les alcalis ont la propriété de restituer des mouvements arrêtés par les acides.

La chaleur joue, suivant Calliburcès, le rôle d'excitant des cellules ciliées. Cet observateur a constaté que, chez la grenouille, la rapidité du mouvement des cils croît à mesure que la chaleur s'accroît elle-même, passe par son maximum entre + 30° et + 35°, diminue ensuite, et cesse définitivement à + 45°.

J'ai voulu répéter ces expériences et leur donner une précision plus grande. L'appareil que j'ai employé est fondé sur le principe suivant : Si l'on étale sur une lame de liége l'œsophage de la grenouille, et si on l'y fixe avec des épingles, le mouvement des cils continue pendant un certain temps. Une lame de verre très-mince, posée sur la surface ciliée, chemine lentement sous l'action des cils comme le feraient des poussières légères. Nous savons, d'autre part, que l'action de l'eau salée à 6 p. 1000 n'empêche pas les mouvements ciliaires de s'effectuer. Cela posé, voici la description de notre appareil enregistreur, que M. Nachet a

bien voulu construire avec grand soin et que vous voyez fonctionner devant vous.

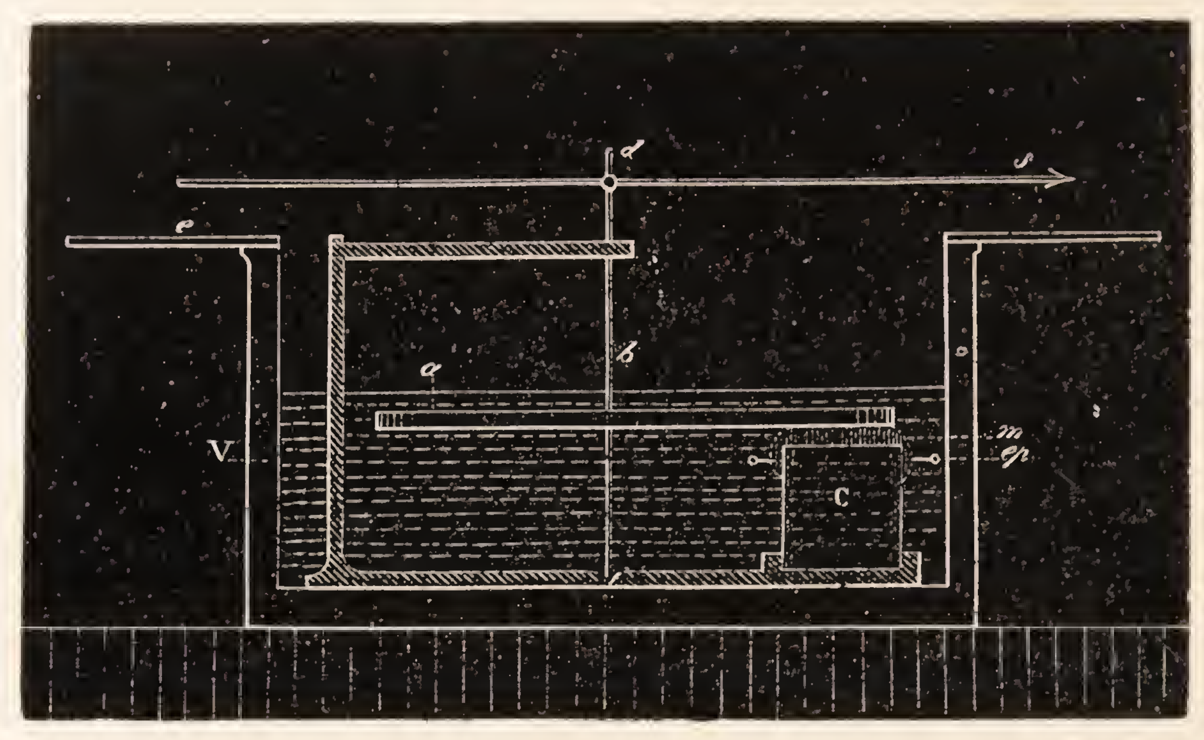


Fig. 97. — *Appareil enregistreur mesurant la vitesse du mouvement des cils vibratiles.* — *a*, disque de verre. — *b*, son axe portant en *d* un style de paille *ds*. — V, cristallisoir de verre. — *e*, coupe du cadran divisé qui l'entoure. — C, bouchon de liége portant la membrane ciliée *m* fixée par des épingles, *ep*. — Les hachures parallèles en pointillé figurent l'eau salée.

Un cristallisoir de verre V est muni sur son bord d'un cadran circulaire divisé en degrés, minutes et secondes. Ce grand vase est plein d'eau salée à 6 p. 1000 ; il renferme, immergé dans ce véhicule, un système composé comme suit. Sur un bouchon C, l'œsophage d'une grenouille est fixé convenablement : les cils sont disposés en haut et peuvent vibrer librement dans le milieu liquide.

A la surface de la membrane ciliée ainsi disposée, et rapproché jusqu'à léger contact des cils, est un disque de verre *a* supporté par une aiguille dorée *b* qui le perfore à son centre et perpendiculairement à son plan. Cette aiguille sert de pivot au disque, que la moindre impulsion met en rotation ; elle porte à sa partie supérieure, en *d*, une longue aiguille de paille qui amplifie les mouvements de rotation du disque *a*, et marque, par son déplacement, les écarts angulaires très-augmentés sur le cadran divisé *e*.

Le léger disque de verre que nous venons de décrire, au lieu d'être entraîné dans le sens du mouvement ciliaire, va donc tourner sur son axe et d'autant plus rapidement que le mouvement vibratile deviendra plus actif. L'expérience est disposée sous vos yeux et vous pouvez voir tourner lentement la roue de verre. Rien n'est maintenant plus facile que de refroidir à zéro tout ce système en le portant dans un mélange réfrigérant au moyen duquel nous pourrons étudier l'action du froid, et dont nous pourrons élever ensuite graduellement la température. Dans ces conditions, voici ce que nous avons observé : A zéro, la rotation du disque de verre est très-ralentie mais se maintient ; à partir de zéro et en augmentant graduellement la température, nous avons obtenu les résultats suivants :

à 0° un tour de cadran en	34′
15°	5′
30°	2′ 40″
33° — 35°	1′ 20″
39°	1′ 36″
40°	2′
43°	8′
44° — 45°	mort.

On voit ainsi que la température croissante exerce d'abord une action excitatrice, agissant sur la vitesse du mouvement. Cette dernière atteint son maximum entre 33° et 35° pour décroître rapidement ensuite.

L'action de l'électricité sur les cils vibratiles doit maintenant nous occuper; l'œsophage d'une grenouille vivante est enlevé, fendu suivant sa longueur, puis disposé et fixé sur une lame de liège portée sur un support à mâchoires. Sur cette même plaque de liège, en arrière de l'œsophage

étalé, existe une petite armature verticale AD, traversée. en *f* par une tige métallique droite formée d'une épingle. Cette tige sert de pivot à une paille d'environ 25 cent de longueur, terminée par un style écrivant. A une petite distance en avant du pivot AD, la paille est munie d'une petite tige droite et courte B, fixée avec de la cire à cacheter, et soutenant une lamelle de verre couvre-objet. Cette lamelle est amenée au contact de la surface ciliée de l'œsophage, et la moindre impulsion l'entraîne facilement

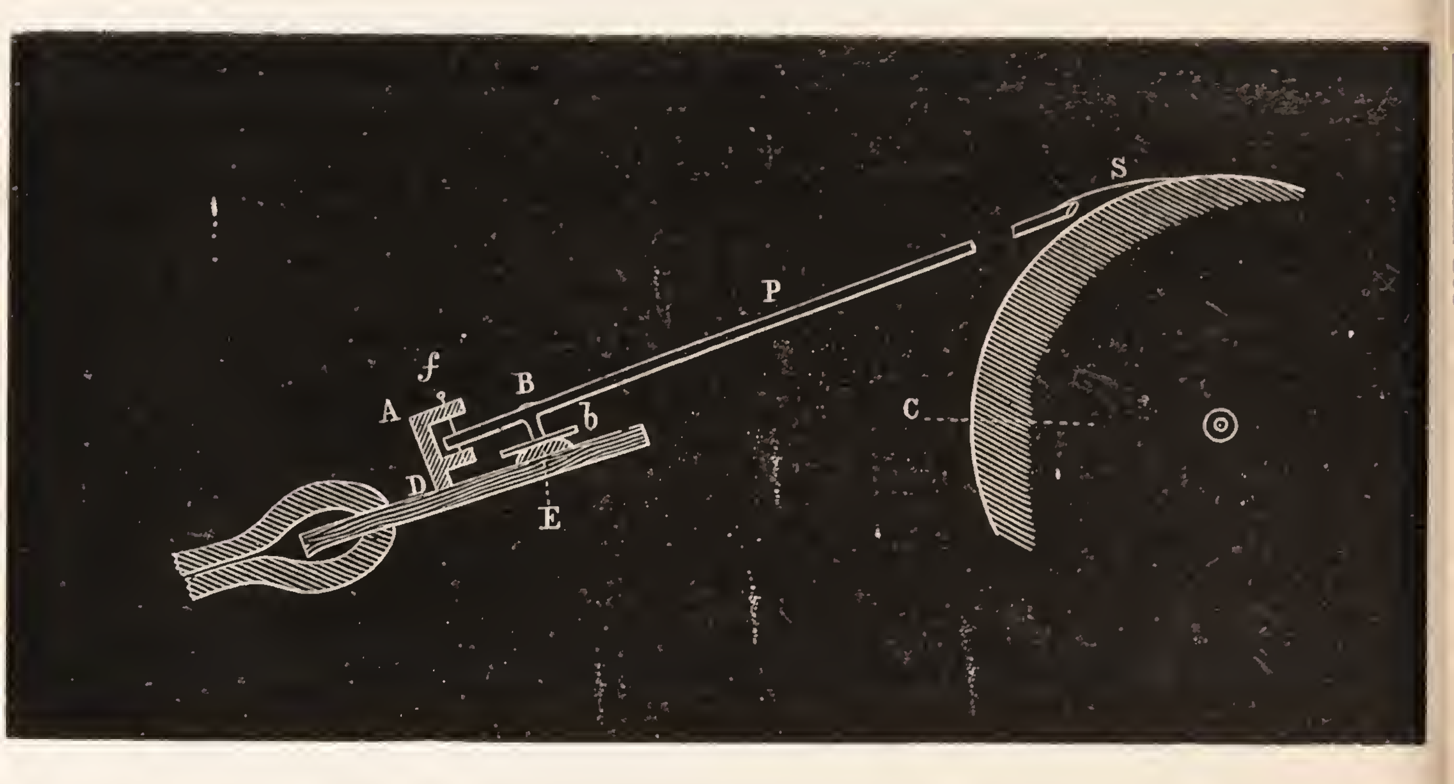


Fig. 98. — *Appareil pour enregistrer le mouvement des cils vibratiles.* — E, lame de liège portée sur un support à mâchoires. — AE, armature verticale. — *f*, axe du mouvement formé par une épingle. — P, Tige de paille portant un style en S. — B, tige de paille à angle droit avec la paille porte-style. — *b*, lamette de verre en contact avec la membrane ciliée. — C, cylindre enregistreur.

à droite et à gauche de l'axe AD. L'œsophage de la grenouille a, d'ailleurs, été disposé de telle façon que son axe longitudinal soit placé à angle droit avec le levier de paille. Ainsi le mouvement des cils exercera tout son effet utile sur le système enregistreur puisqu'il l'entraînera, soit à droite, soit à gauche, toujours exactement dans le sens où il est lui-même dirigé.

Dans notre expérience, le sens de la vibration des cils était dirigé de droite à gauche, par conséquent le style de paille se déplaçait également dans ce sens, comme l'eût fait l'aiguille d'une montre que l'on eût voulu retarder. Le style était mis en rapport avec un cylindre enregistreur enfumé, placé sur l'axe lent, et traçait une ligne conséquemment oblique à l'abscisse ; cette ligne était, vous le voyez, un arc de cercle à grand rayon que nous pouvons considérer à peu près comme une ligne droite, grâce à la longueur du levier.

Dans ces conditions, tant que la vitesse du mouvement



Fig. 99. — Courbe du mouvement des cils vibratiles de l'œsophage de la grenouille. — *a*. première course qui n'est interrompue par aucune excitation. — *b*, seconde course interrompue en *t* par une excitation électrique : la courbe se relève brusquement à partir de *t*.

des cils demeurait constante, la droite tracée sur le cylindre se poursuivait sans déviation.

Mais si l'on mettait les électrodes d'une machine d'induction, à courant interrompu, au contact des deux bouts de l'œsophage rabattus pour cet objet sur la tranche de la plaque de liège qui forme le petit support de l'organe étalé, sous l'influence du courant l'on voyait s'accélérer le mouvement de la lame de verre. Celle-ci, poussée plus rapidement de droite à gauche, inscrivait sur le cylindre une ligne

beaucoup plus oblique à l'abscisse que ne l'était celle tracée précédemment. La courbe subissait donc alors un véritable *redressement*, marquant le moment précis de l'excitation électrique.

A partir de ce point la courbe se relève donc et devient presque verticale, ce qui montre que le mouvement ciliaire est exagéré puisqu'il fait monter le levier presque à pic. Les phénomènes sont tout aussi saisissants d'ailleurs lorsque l'on fait usage simplement du porte-objet électrique. La secousse arrête net le mouvement des cils, puis ces derniers se remettent à vibrer avec une activité beaucoup plus considérable qu'auparavant. Cette action n'est pas sans analogue à celle qui se produit dans les mêmes conditions sur le myocarde excité par l'électricité. Le rhythme est, on se le rappelle, supprimé; la tonicité s'exagère, l'amplitude des secousses diminue, l'arrêt définitif a lieu. Les excitations électriques réitérées amènent aussi l'arrêt définitif des mouvements ciliaires et cet arrêt est la mort, au dire de tous les auteurs. Je ne suis cependant pas bien assuré de ce dernier fait, car dans ces conditions, le phénomène indicateur de la mort véritable de la cellule, l'apparition du noyau, ne se produit pas.

Quoi qu'il en soit, vous voyez ici que le mouvement des cils vibratiles, tout en présentant des différences considérables avec celui des éléments musculaires, offre aussi des analogies frappantes avec celui des autres éléments contractiles. Ces analogies sont la raison même de la place qu'occupe sa description dans ces leçons.

Je ne veux pas terminer la longue étude que nous venons de faire sans vous dire un mot des mouvements amiboïdes dont je vous ai si souvent parlé, je n'ai pas à vous les décrire de nouveau ; vous savez que les globules blancs agissent dans la plupart des cas comme de véritables amibes. Ils possèdent toutes les qualités vitales, et parmi elles la contractilité à l'état de diffusion. Comme les muscles,

comme les cellules ciliées, ils sont excitables par la chaleur. Leurs mouvements s'exagèrent à mesure que cette dernière augmente ; quand elle dépasse certaines limites la mort se produit, ce qui arrive chez les grenouilles entre 42° et 43°.

L'action de l'électricité sur les globules blancs a été étudiée par nombre d'auteurs et, pour en citer quelques-uns par Golubew, Neumann et Rollet. Une secousse forte d'induction à laquelle on soumet les globules blancs placés sur le porte-objet électrique fait brusquement rétracter leurs pseudopodes. Au bout de deux ou trois secousses la cellule revient à la forme ronde et s'y maintient. Elle n'est cependant pas morte car son noyau n'apparaît pas dans sa substance, et, au bout d'un certain temps, d'après Golubew, ses mouvements amiboïdes peuvent reparaître. Les pseudopodes restent néanmoins plus courts et s'étalent plus difficilement, ce qui montre que la cellule a subi une modification profonde dans sa vitalité.

Messieurs, le retour à la forme ronde des cellules lymphatiques est important à noter. C'est en effet ainsi que s'effectue la véritable contraction de ces éléments cellulaires : c'est sous cette forme, qu'excités par des secousses multiples, ils demeurent quelque temps immobiles dans une sorte de tétanos. Ainsi, pour deux éléments contractiles bien dissemblables, le disque épais du muscle strié et le globule blanc, nous voyons une forme analogue devenir l'indice d'un mode de fonctionnement identique. Il n'est pas jusqu'au cil qui se ramasse sur lui-même et ne s'incurve en se contractant. Ces considérations sont d'une importance extrême, elles montrent qu'il existe un rapport étroit entre la forme des éléments anatomiques et leurs fonctions. Une forme nouvelle ne révèlera jamais, il est vrai, une fonction inconnue. Mais, quand les rapports d'une forme d'élément anatomique quelconque à la fonction que cet élément exécute auront été déterminés une fois, l'on pourra facilement déduire l'une de l'autre, et

nous arriverons à conclure, en nous plaçant au point de vue élevé de l'anatomie générale, que, dans la majorité des cas, la fonction des éléments anatomiques que nous étudions est étroitement corrélative de leur constitution morphologique.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE LEÇON.

DEUXIÈME LEÇON.

TROISIÈME LEÇON.

QUATRIÈME LEÇON.

CINQUIÈME LEÇON.

SIXIÈME LEÇON.

SEPTIÈME LEÇON.

HUITIÈME LEÇON.

NEUVIÈME LEÇON.

DIXIÈME LEÇON.

ONZIÈME LEÇON.

DOUZIÈME LEÇON.

TREIZIÈME LEÇON.

QUATORZIÈME LEÇON.

QUINZIÈME LEÇON.

SEIZIÈME LEÇON.

DIX-SEPTIÈME LEÇON.

DIX-HUITIÈME LEÇON.

DIX-NEUVIÈME LEÇON.

VINGTIÈME LEÇON.

VINGT-UNIÈME LEÇON.

VINGT-DEUXIÈME LEÇON.

VINGT-TROISIÈME LEÇON.

VINGT-QUATRIÈME LEÇON.

VINGT-CINQUIÈME LEÇON.

VINGT-SIXIÈME LEÇON.

VINGT-SEPTIÈME LEÇON.

VINGT-HUITIÈME LEÇON.

VINGT-NEUVIÈME LEÇON.

TRENTIÈME LEÇON.

TRENTE-ET-UNIÈME LEÇON.

TRENTE-DEUXIÈME LEÇON.

Versailles. — Imprimerie CERF ET FILS, 59, rue Duplessis.

